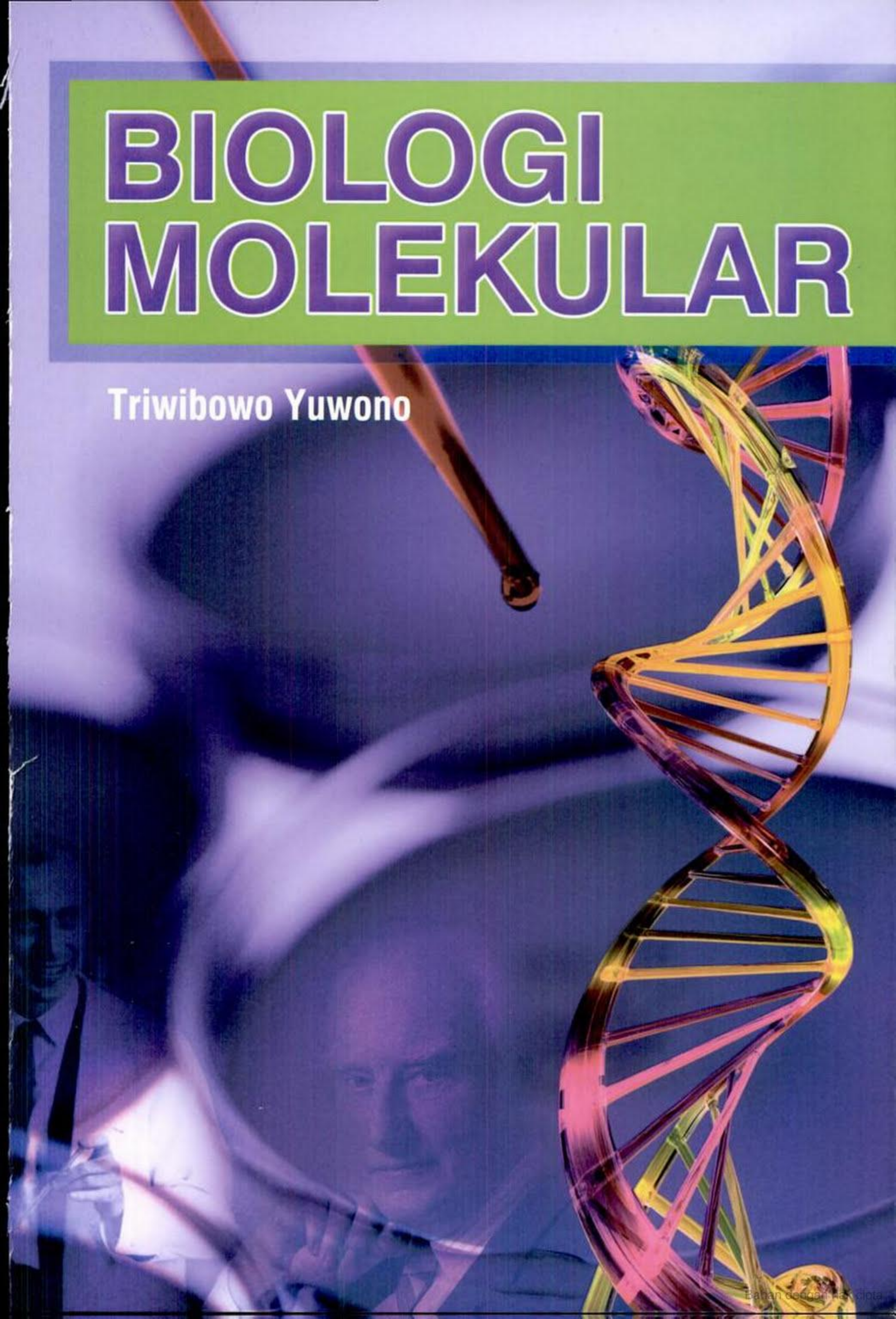


# BIOLOGI MOLEKULAR

Triwibowo Yuwono





# ***Biologi*** ***MOLEKULAR***

**Ir. Triwibowo Yuwono, Ph.D.**

Laboratorium Mikrobiologi  
Fakultas Pertanian  
Universitas Gadjah Mada



**PENERBIT ERLANGGA**  
Jl. H. Baping Raya No. 100  
Ciracas, Jakarta 13740  
<http://www.erlangga.co.id>  
e-mail: [editor@erlangga.net](mailto:editor@erlangga.net)  
(Anggota IKAPI)

**This One**



**1D8A-S4X-Q77W**

**Biologi Molekular**  
Triwibowo Yuwono

Hak Cipta © pada Penulis  
Hak Terbit pada *Penerbit Erlangga*

Disusun oleh: **Ir. Triwibowo Yuwono, Ph.D.**

Editor: **Amalia Safitri, S.TP, M.Si**

Buku ini diset dan dilayout oleh Bagian Produksi *Penerbit Erlangga*  
dengan Power Macintosh G5 (Gillsans 10 pt)

Setting oleh: Divisi Perti

Dicetak oleh: **PT Gelora Aksara Pratama**

**10 09 08            7 6 5 4 3 2**

*Dilarang keras mengutip, menjiplak, memfotokopi, atau memperbanyak dalam bentuk apapun, baik sebagian atau keseluruhan isi buku ini, serta memperjualbelikannya tanpa izin tertulis dari **Penerbit Erlangga**.*

**© HAK CIPTA DILINDUNGI OLEH UNDANG-UNDANG**



# Daftar Isi

## **Bab 1 Pengantar 1**

Pengelompokan Jasad Hidup 2

Cakupan Biologi Molekular 4

Soal-soal 5

## **Bab 2 Organisasi Biologis Jasad Hidup 6**

Jasad Hidup Selular 7

- Doktrin Sel 7

Penggolongan Jasad Selular 8

- Sel Jasad Prokaryot 9
- Sel Jasad Eukaryot 10

Virus 12

Energi dan Reaksi Kimia Selular 14

- Produksi ATP 15
- Biokatalis 16

Pertumbuhan Jasad Renik 18

Soal-soal 21

## **Bab 3 Makromolekul dan Interaksi Molekular 22**

Protein 23

Asam Nukleat 26

Interaksi Molekular 30

- Ikatan Hidrogen 30
- Ikatan Ionik 30
- Ikatan van der Waals 31
- Interaksi Hidrofobik 31

Metode-metode Dasar yang Digunakan dalam Biologi Molekular 32

- Penggunaan Radioisotop 32
- Sentrifugasi 33
- Elektroforesis 35

Soal-soal 37

## **Bab 4 Analisis Genetik 38**

Notasi Genetik 39

- Notasi Genetik pada Prokaryot 39
- Notasi Genetik pada Eukaryot 40



<a href="#">Analisis Genetik</a>	41
Rekombinasi Genetik	42
Pemetaan Genetik	44
<a href="#">Pemetaan Delesi</a>	45
Komplementasi Genetik	46
Soal-soal	48

## **Bab 5 Struktur DNA    49**

<a href="#">DNA Sebagai Bahan Genetik</a>	49
Variasi Komposisi Basa DNA	52
Bentuk dan Struktur Fisik DNA	54
• DNA Tipe Z (Putar-Kiri)	55
<a href="#">Ukuran Molekul DNA pada Beberapa Jasad Hidup</a>	57
<a href="#">Faktor-faktor yang Menentukan Struktur DNA</a>	57
• Tumpukan-Basa	58
• Ikatan Hidrogen	59
<a href="#">Denaturasi DNA</a>	60
• Aspek Fisiologis Denaturasi DNA	63
Renaturasi DNA	64
• Persyaratan untuk Proses Renaturasi	64
Topologi DNA	69
Kandungan DNA dan Kapasitas Genetik	71
Enzim yang Dapat Mendepolimerisasi DNA	72
Soal-soal	74

## **Bab 6 Organisasi Genom    75**

Organisasi Genom pada Prokaryot	76
Pengemasan DNA pada Sel Prokaryot	77
Organisasi Gen dalam Genom Prokaryot	78
Organisasi Genom pada Eukaryot	80
Pengemasan DNA pada Sel Eukaryot	80
Organisasi Gen dalam Genom Eukaryot	84
Famili Gen	87
Gen <i>Homeobox</i>	88
Organisasi Genom Virus	89
Soal-soal	92

## **Bab 7 Replikasi Bahan Genetik    93**

Model Replikasi DNA	94
Mekanisme Dasar Replikasi DNA	96
Komponen-komponen Penting dalam Replikasi	98
Mekanisme Sintesis DNA	98
Peranan Primer dalam Sintesis DNA	100



Arah Replikasi DNA	102
Pemisahan Untaian DNA	105
Pembentukan Garpu Replikasi	107
Inisiasi Replikasi DNA	108
• Inisiasi Replikasi pada Virus $\Phi$ X174	108
• Inisiasi Replikasi pada Bakteriofag M13 dan G4	109
• Inisiasi Replikasi pada <i>E. coli</i>	110
• Enzim yang Berperanan dalam Proses Inisiasi Replikasi	111
Proses Pemanjangan (Polimerisasi) Molekul DNA	111
Koordinasi Polimerisasi DNA Lambat dan DNA Awal	113
Pembentukan Untaian Kontinu pada Bagian Untaian DNA Lambat	115
Replikasi DNA pada Eukaryot	116
• Inisiasi Replikasi pada Eukaryot	117
• Inisiasi Replikasi DNA SV40	117
• Inisiasi Replikasi pada Khamir	117
Terminasi Replikasi pada Prokaryot	120
Terminasi Replikasi pada Eukaryot	121
Ketelitian Sistem Replikasi	123
Replikasi DNA Untai-Tunggal	123
Replikasi RNA	126
Replikasi Retrovirus	129
Soal-soal	132

## **Bab 8   Sistem Transkripsi pada Prokaryot   133**

Mekanisme Dasar Sintesis RNA	134
Organisasi Gen pada Prokaryot	136
Struktur Gen Prokaryot	137
Struktur Promoter pada Prokaryot	138
Gen Struktural pada Prokaryot	140
Struktur Terminator pada Prokaryot	141
Struktur RNA Polimerase pada Prokaryot	142
Mekanisme Transkripsi pada Prokaryot	144
• Inisiasi Transkripsi	145
• Proses Pemanjangan Transkrip	146
Pengakhiran (Terminasi) Transkripsi pada Prokaryot	148
• Pengakhiran Transkripsi yang Tidak Tergantung pada Faktor Rho	148
• Pengakhiran Transkripsi yang Tergantung pada Faktor Rho	148
Soal-soal	151

## **Bab 9   Pengendalian Ekspresi Genetik pada Prokaryot   152**

Pengendalian Negatif Operon Laktosa ( <i>lac</i> )	156
Pengendalian Positif Operon <i>lac</i>	159



Pengendalian Operon Triptofan ( <i>trp</i> )	160
Pengendalian Operon <i>ara</i>	164
Pengendalian Operon <i>gal</i>	164
Soal-soal	166

## **Bab 10 Sistem Transkripsi pada Eukaryot 167**

Organisasi Gen pada Eukaryot	167
Struktur Gen Kelas I	168
Struktur Gen Kelas II	169
• Struktur Promoter Gen Kelas II	170
• Elemen <i>Enhancer</i> dan <i>Silencer</i>	172
• Gen Struktural Kelas II	174
Struktur Gen Kelas III	175
Struktur RNA Polimerase pada Eukaryot	177
Mekanisme Transkripsi pada Eukaryot	180
• Transkripsi Gen Kelas II	181
• Transkripsi Gen Kelas I	184
• Transkripsi Gen Kelas III	185
• Peranan Faktor TBP dalam Transkripsi	186
Pemrosesan Transkrip Pascatranskripsi	187
• Pemotongan dan Penyambungan RNA ( <i>Splicing</i> )	187
• Mekanisme <i>Splicing</i> Prekursor mRNA Inti Sel	190
• Mekanisme <i>Splicing</i> secara Autokatalitik	190
• Mekanisme <i>Splicing</i> Prekursor tRNA	192
• Poliadenilasi mRNA	192
• Penambahan Tudung ( <i>Cap</i> ) pada mRNA	194
• Pemrosesan rRNA dan tRNA	194
• Penyuntingan RNA	195
Soal-soal	196

## **Bab 11 Pengendalian Ekspresi Genetik pada Eukaryot 197**

Sinyal Pengendali Ekspresi Genetik pada Eukaryot	198
• Protein Pembantu dalam Proses Pengendalian Ekspresi Genetik	199
Motif-motif Protein Pengendali Ekspresi Genetik pada Eukaryot	199
• Domain Pengikat DNA	200
• Domain yang Mengaktifkan Transkripsi	200
• Domain Dimerisasi	201
• Motif Zinc Finger	201
• Struktur Protein Homeodomain	201
• Struktur Domain bZIP dan HLH	201
• Fungsi Aktivator	202
Pengendalian Ekspresi Gen Kelas I	202
Pengendalian Ekspresi Gen Kelas II	203
Pengendalian Ekspresi Gen Kelas III	205



Pengendalian Ekspresi Genetik Pascatranskripsi	205
Regulasi Faktor Transkripsi	206
Soal-soal	208

## **Bab 12 Translasi 209**

Translasi pada Jasad Prokaryot	211
• Inisiasi Translasi pada Prokaryot	212
• Inisiasi Translasi pada Eukaryot	214
Pemanjangan ( <i>Elongation</i> ) Polipeptida	215
Kode Genetik	220
Hipotesis <i>Wobble</i>	222
Soal-soal	223

## **Bab 13 Rekombinasi dan Transposisi 224**

Rekombinasi Homolog	225
Rekombinasi Model Meselson-Radding	229
Rekombinasi Khusus ( <i>Site-specific Recombination</i> )	231
Konversi Gen	236
Rekombinasi Meiotik	236
Penyusunan Ulang Gen Immunoglobulin	237
• Penyusunan Ulang Gen Pengkode Rantai Ringan Lambda	241
• Penyusunan Ulang Gen Pengkode Rantai Ringan Kappa	241
• Penyusunan Ulang Gen Pengkode Rantai Berat	243
Regulasi Penyusunan Ulang Gen Pengkode Immunoglobulin	244
Transposisi	245
• Pengelompokan Transposon	245
• Transposon pada Prokaryot	245
• Sekuens dan Elemen Penyisip	247
• Transposon Komposit	248
• Elemen Tn3	250
• Bakteriofag Mu	252
• Mekanisme Transposisi	252
• Transposon pada Eukaryot	254
• Transposon pada Khamir	254
• Transposon pada <i>Drosophila</i>	255
• Transposon pada Manusia	257
• Makna Penting Transposon	258
Soal-soal	258

## **Bibliografi 259**

## **Indeks 261**



**Pokok Bahasan:**

- Pengelompokan Jasad Hidup
- Cakupan Biologi Molekular

**Definisi biologi molekular**

**B**iologi molekular dapat didefinisikan sebagai *ilmu yang mempelajari fungsi dan organisasi jasad hidup (organisme) ditinjau dari struktur dan regulasi molekular unsur atau komponen penyusunnya*. Istilah **biologi molekular** pertama kali digunakan oleh William Astbury pada tahun 1945 untuk menjelaskan struktur kimia dan fisika makromolekul biologis. Dengan perkembangan biologi modern, cakupan biologi molekular kini tidak lagi hanya sebatas struktur kimia atau fisika, melainkan juga fungsi dan organisasi makromolekul tersebut di dalam jasad hidup serta interaksi antarkomponen selular. Beberapa penulis membuat batasan mengenai biologi molekular secara lebih sempit, yaitu *suatu ilmu yang mempelajari organisasi, aktivitas dan regulasi gen pada aras molekul*. Termasuk di dalam batasan ini adalah kajian mengenai replikasi DNA, transkripsi, translasi, rekombinasi, dan translokasi.

Biologi molekular sebenarnya merupakan disiplin ilmu yang perkembangannya tidak dapat dilepaskan dari perkembangan ilmu-ilmu lain. Bidang-bidang ilmu seperti biologi sel, genetika, biokimia, kimia organik, dan biofisika merupakan ilmu-ilmu yang secara langsung memengaruhi perumusan biologi molekular sebagai sebuah disiplin ilmu yang akhirnya berkembang secara mandiri. Sebaliknya, studi aspek molekular fenomena biologis akhirnya juga memacu perkembangan disiplin ilmu yang lain. Oleh karena itu, seringkali ada wilayah ilmu-ilmu tersebut yang saling bersinggungan satu sama lain. Pada dasarnya bidang-bidang ilmu tersebut mempelajari satu subjek yang sama yaitu jasad hidup, namun dengan pendekatan dan sudut pandang yang berbeda. Dengan demikian dapat dimengerti bahwa keterkaitan dan persinggungan di antara disiplin-disiplin ilmu tersebut merupakan suatu kewajaran.



## Pengelompokan Jasad Hidup



Pada dasarnya jasad hidup (organisme) dapat dibedakan menjadi dua kelompok besar yaitu: (1) **jasad hidup selular**, dan (2) **jasad hidup nonselular (bukan selular)**. **Jasad hidup selular** tersusun atas satuan (unit) yang berupa **sel**. Sel mempunyai bermacam-macam komponen *subselular* dan *organel* yang terorganisasi dalam satu kesatuan yang padu. Beberapa contoh jasad hidup selular adalah bakteri, jamur, tumbuhan, hewan, dan manusia.



Dalam hal tertentu batasan jasad hidup seringkali tidak dapat diterapkan secara pasti, misalnya pada virus atau bakteriofag yang merupakan kelompok **jasad hidup nonselular**. Virus adalah *parasit obligat* sehingga hanya menunjukkan ciri-ciri kehidupan jika berada di dalam sistem biologis (jasad selular) yang sesuai. Satuan dasar virus disebut **virion** dan untuk menyebut entitas virus biasanya digunakan istilah *partikel virus*. Oleh karena sifatnya yang parasit obligat maka virus seringkali dianggap sebagai batas antara jasad hidup dan jasad mati. Meskipun demikian, partikel virus dan komponen genetiknya juga terorganisasi secara rapi.

Masing-masing komponen selular dan organel jasad hidup mempunyai fungsi dan organisasi yang spesifik. Secara umum dapat dikatakan bahwa organisasi sel atau komponennya akan menentukan fungsinya. Dalam proses kehidupan jasad hidup seringkali terjadi perubahan pada organisasi sel atau komponennya, misalnya karena pengaruh faktor lingkungan. Jika salah satu komponen dasar sel, misalnya DNA, mengalami perubahan organisasi karena mutasi, maka dapat terjadi perubahan fungsi selular. Perubahan fungsi selular akan mempunyai implikasi terhadap jasad hidup yang bersangkutan, misalnya munculnya gejala pertumbuhan sel atau jaringan yang tidak terkendali. Meskipun demikian, ada contoh-contoh kasus perubahan organisasi selular atau subselular yang tidak diikuti oleh perubahan fungsi selular secara nyata. Beberapa tipe mutasi, misalnya, tidak selalu akan menghasilkan perubahan fenotipe pada jasad karena mutasinya bersifat *silent mutation*.



Organisasi selular pada akhirnya akan menentukan ciri khas jasad hidup, baik dalam pengertian struktur kimia/biokimia dan fisiknya maupun dalam fisiologi pertumbuhan dan perkembangannya. Ditinjau dari segi *satuan dasar individu*, jasad hidup dapat dibedakan menjadi dua kelompok, yaitu (1) **jasad bersel tunggal (unicellular)** dan (2) **jasad bersel banyak (multicellular)**. Artinya, *satu individu* jasad bersel tunggal terdiri atas *satu sel*, sedangkan *satu individu* jasad bersel banyak terdiri atas *banyak sel* yang terorganisasi secara spesifik. Jasad bersel tunggal misalnya bakteri, sedangkan jasad bersel banyak misalnya tumbuhan tingkat tinggi. Dalam contoh ini, satu sel bakteri adalah satu individu, sedangkan satu satuan lengkap tumbuhan (akar, batang, daun) merupakan satu individu.



Organisasi dan struktur rinci jasad hidup menunjukkan adanya perbedaan-perbedaan mendasar dalam hal morfologi maupun reaksi molekular yang terjadi di dalam jasad bersel tunggal maupun jasad bersel banyak. Berdasarkan atas *organisasi dan struktur rinci sel*, maka jasad hidup selular dibedakan lebih lanjut menjadi dua kelompok, yaitu: (1) **prokaryot**, dan (2) **eukaryot**.





Ciri utama jasad **prokaryot** yaitu belum ada pembagian ruang (*compartmentalization*) yang jelas di antara komponen-komponen selnya. Semua komponen sel prokaryot, termasuk bahan genetiknya, terletak di dalam sitoplasma. Hal ini terjadi karena belum ada membran inti sel/nukleus (*prokaryot* berasal dari kata *pro* dan *karyon* yang artinya inti sel). Selain itu, di dalam sel prokaryot belum ada organel yang spesifik. Dengan demikian, bahan genetik jasad prokaryot mempunyai hubungan (akses) yang langsung dengan komponen lain yang digunakan dalam proses ekspresi genetik. Organisasi semacam ini mempunyai implikasi yang besar dalam proses reaksi molekular di dalam jasad prokaryot.

Pada kelompok **eukaryot**, organisasi komponen selnya jauh lebih teratur karena sudah ada pembagian ruang yang jelas antara komponen sel yang satu dengan komponen sel lainnya. Bahan genetik jasad eukaryot berada di dalam suatu struktur *nukleus* yang mempunyai *membran nukleus* sehingga alur informasi genetiknya berbeda dari jasad prokaryot. Komponen-komponen sel yang lain juga sudah dikemas di dalam organel-organel khusus. Kelompok eukaryot masih dapat dibedakan lagi menjadi (1) **eukaryot tingkat rendah** (*lower eukaryot*) dan (2) **eukaryot tingkat tinggi** (*higher eukaryot*). Secara umum dapat dikatakan bahwa proses reaksi molekular yang terjadi di dalam jasad eukaryot tingkat rendah dan eukaryot tingkat tinggi mempunyai kemiripan yang besar. Meskipun demikian, juga diketahui bahwa ada perbedaan yang sangat mendasar di antara kedua kelompok jasad eukaryot tersebut. Salah satu contoh perbedaan tersebut adalah adanya proses *diferensiasi sel* pada jasad eukaryot tingkat tinggi, sedangkan pada eukaryot tingkat rendah tidak ada. Contoh jasad eukaryot tingkat rendah adalah khamir *Saccharomyces cerevisiae*, sedangkan contoh eukaryot tingkat tinggi adalah tumbuhan tingkat tinggi. Jasad eukaryot tingkat rendah juga dapat dibedakan atas dasar satuan dasar individunya, yaitu ada eukaryot tingkat rendah bersel tunggal dan ada yang bersel banyak. Dalam contoh ini khamir *S. cerevisiae* merupakan contoh eukaryot bersel tunggal, sedangkan contoh eukaryot tingkat rendah bersel banyak misalnya jamur (*fungi*) *Penicillium*.

Meskipun dalam buku ini organisme selular secara umum hanya dibagi menjadi dua kelompok besar, yaitu prokaryot dan eukaryot, namun bukti-bukti molekular yang ditemukan beberapa tahun terakhir menunjukkan ada domain atau kelompok jasad hidup ketiga, yaitu **Archaea**. Sebelumnya kelompok ini dimasukkan dalam kelompok prokaryot, namun penelitian menunjukkan bahwa sifat-sifat molekular jasad ini lebih menyerupai eukaryot daripada prokaryot. *Archaea* pada umumnya merupakan kelompok jasad **extremophile**, yaitu organisme yang hidup dalam kondisi ekstrem, misalnya dalam suhu tinggi, dalam kadar garam yang tinggi, dan lain-lain.

Penelitian intensif selama bertahun-tahun menunjukkan bahwa perbedaan struktural dan organisasi selular antara jasad yang satu dengan jasad yang lain mempunyai dasar molekular yang tertentu. Meskipun demikian, di antara jasad-jasad hidup tersebut juga ditemukan kemiripan pada banyak hal yang menunjukkan adanya hubungan evolusioner satu sama lain.



Buku ini menunjukkan dan membahas dasar-dasar molekular struktur dan organisasi jasad hidup serta proses reaksi molekular-selular yang menentukan kehidupan suatu jasad hidup.

### Contoh Soal

Sebutkan kelompok jasad yang ada di alam.

Jawaban:

Jasad (hidup) di alam dibedakan menjadi **jasad selular** dan **jasad nonselular**. Jasad selular adalah jasad hidup yang satuan dasarnya adalah sel. Jasad selular terdiri atas dua kelompok besar, yaitu **sel prokaryot** dan **sel eukaryot**. Jasad nonselular meliputi berbagai macam **virus**. Satuan dasar virus adalah **bukan sel**, melainkan **virion** yang sangat berbeda secara struktural dibandingkan dengan sel karena hanya tersusun atas struktur sederhana, yaitu bahan genetik dan selubung (kapsid).

## Cakupan Biologi Molekular



Seperti telah disinggung di depan, banyak aspek biologi yang dipelajari dalam cabang-cabang biologi yang berbeda. Pertanyaan yang kemudian muncul adalah sampai di mana batas-batas biologi molekular? Tujuan akhir studi biologi molekular adalah *memahami dasar-dasar molekular yang menentukan sifat dan fenomena biologis*. Reaksi-reaksi kimia di dalam jasad hidup adalah contoh fenomena biologis. Meskipun demikian, studi reaksi kimia biologis lebih dianggap sebagai ilmu *biokimia* sejauh pembahasannya hanya mencakup saling hubungan antara reaktan dan produk reaksi. Akan tetapi telah banyak diketahui bahwa keseimbangan reaksi biokimia dapat dipengaruhi misalnya oleh perubahan ekspresi gen yang mengkode sintesis enzim-enzim yang berperan di dalam reaksi biokimia. Oleh karena itu pembahasan mengenai perubahan ekspresi gen yang menyebabkan perubahan reaksi biokimiawi tercakup di dalam studi biologi molekular.

Tanggapan (respons) jasad hidup terhadap suatu stimulan biasanya dipelajari di dalam *fisiologi sel*. Meskipun demikian, aspek-aspek fisiologi sel dapat juga bersinggungan dengan wilayah biologi molekular. Sebagai contoh, reaksi antara antigen dengan antibodi. Implikasi fisiologis adanya reaksi semacam ini umumnya dibahas di dalam fisiologi sel atau *imunologi*, namun mekanisme molekular (ekspresi gen) yang mengarah ke pembentukan antibodi adalah bagian disiplin biologi molekular. Disiplin fisiologi sel lebih mengarah ke pembahasan mengenai implikasi reaksi-reaksi biokimiawi sel dan faktor-faktor yang mempengaruhinya terhadap pertumbuhan dan perkembangan sel. Demikian pula halnya dengan cabang *biologi struktural sel* yang mempelajari struktur dan susunan komponen-komponen sel dapat didekati dengan konsep biologi molekular. Sebagai contoh, mekanisme molekular pengendalian sintesis protein membran sel dibahas dalam biologi molekular.





Berpijak pada hal-hal di atas maka dapat dilihat bahwa batas antara biologi molekular dengan cabang-cabang biologi yang lain sebenarnya sangat tipis. Perpindahan pembicaraan dari satu cabang biologi ke cabang biologi yang lain seringkali lebih ditentukan oleh konteks dan kepentingan yang melatarbelakanginya.

Beberapa aspek biologi yang secara khusus dipelajari dalam biologi molekular antara lain adalah bahan genetik dan proses sintesis protein. Kedua aspek tersebut merupakan satu kesatuan yang tidak dapat dipisahkan karena proses sintesis protein tergantung pada informasi yang ada pada bahan genetik. Di lain pihak, replikasi bahan genetik juga tergantung pada aktivitas bermacam-macam protein. Pembahasan mengenai kedua aspek tersebut dapat diperluas mulai dari struktur dasarnya sampai proses pengendalian sintesisnya. Studi mengenai bahan genetik dan proses sintesis protein akhirnya juga mampu menyingkap perbedaan yang lebih dalam antara kelompok jasad prokaryot dan eukaryot. Dengan demikian, perbedaan antara kedua kelompok jasad tersebut tidak semata-mata perbedaan morfologi dan sifat-sifat fisiologi belaka. Studi juga menunjukkan bahwa meskipun ada perbedaan-perbedaan mendasar antara kedua kelompok jasad tersebut, namun terdapat juga kesamaan-kesamaan yang menunjukkan hubungan kekerabatan satu sama lain. Studi mengenai urutan nukleotida pada RNA ribosom, misalnya, menjadi salah satu dasar untuk klasifikasi jasad hidup selular.

Pengaturan ekspresi genetik merupakan aspek biologi molekular yang sangat penting karena hal ini akan bersangkutan dengan banyak fenomena biologis. Mekanisme dasar pengaturan ekspresi genetik serta perbedaan-perbedaan mendasar antara prokaryot dan eukaryot juga akan dibicarakan dalam buku ini.

Dari ilustrasi di atas dapat dilihat bahwa cakupan biologi molekular sangat luas. Riset di bidang ini juga berkembang sangat pesat sehingga hampir tidak mungkin untuk membahas semua aspek yang berkembang selama ini. Oleh karena itu dalam buku ini akan disajikan tema-tema pokok biologi molekular yang sangat penting untuk diketahui guna memperluas cakrawala pemahaman fenomena biologis.

## Soal-soal

1. Jelaskan cakupan biologi molekular dan bandingkan dengan disiplin biologi yang lain, misalnya biokimia dan genetika.
2. Mengingat semakin luas cakupan biologi molekular, tetapi sekaligus semakin tipis pula batas-batas antardisiplin ilmu, perlukah dilakukan redefinisi ilmu biologi? Bagaimana pandangan saudara?



# Bab 2

## Organisasi Biologis Jasad Hidup

### Pokok Bahasan:

- ▮ Jasad Hidup Selular  
*Doktrin Sel*
- ▮ Penggolongan Jasad Selular  
*Sel Jasad Prokaryot • Sel Jasad Eukaryot*
- ▮ Virus
- ▮ Energi dan Reaksi Kimia Selular  
*Produksi ATP • Biokatalis*
- ▮ Pertumbuhan Jasad Renik



Batasan jasad  
hidup

**S**ebelum membicarakan aspek molekular jasad hidup (organisme) maka perlu dijelaskan terlebih dahulu batasan mengenai apa yang dimaksud dengan jasad hidup. Seperti telah disinggung sebelumnya, jasad hidup meliputi sekelompok jasad yang pada kondisi tertentu akan menunjukkan gejala atau tanda-tanda kehidupan. Beberapa hal yang dapat mencirikan jasad hidup antara lain adalah kemampuan untuk tumbuh dan berkembang, kemampuan reproduksi atau memperbanyak diri, kemampuan melakukan proses metabolisme (termasuk kemampuan menyerap nutrisi dari luar), kepekaan terhadap rangsangan (baik dalam bentuk rangsangan fisik maupun kimia), serta kemampuan melakukan interaksi atau komunikasi antarjasad (hidup). Batasan semacam ini seringkali tidak dapat sepenuhnya menjelaskan gejala atau fenomena yang terdapat di alam, namun paling tidak dapat digunakan sebagai acuan untuk membedakan antara jasad hidup dengan benda mati.



Satuan dasar  
jasad hidup

Berdasarkan batasan tersebut di atas, secara umum jasad hidup dapat dikelompokkan menjadi dua yaitu **jasad hidup selular** (*cellular organism*) dan **jasad hidup bukan selular** (*non-cellular organism*). Jasad hidup selular mempunyai satuan (unit) dasar berupa **sel**, misalnya bakteri dan tanaman tingkat tinggi. Jasad hidup bukan-selular tidak tersusun atas sel melainkan satuan yang lain, misalnya virus yang satuan dasarnya adalah **virion**. Dalam hal ini pengertian atau batasan jasad hidup tidak dapat sepenuhnya diterapkan, terutama pada kelompok jasad hidup bukan selular, misalnya virus. Virus adalah 'jasad hidup' yang bersifat parasit obligat, artinya hanya akan menunjukkan ciri-ciri 'hidup' jika berada di dalam



sistem biologis yang sesuai (jasad selular). Jika virus berada di luar sistem biologis yang sesuai, maka partikel virus tidak akan menunjukkan ciri-ciri kehidupan karena virus tidak dapat tumbuh dan memperbanyak diri, serta tidak melakukan aktivitas metabolisme di luar sel inangnya. Hal ini sangat berbeda dari jasad selular karena jasad ini dapat menunjukkan ciri-ciri kehidupan meskipun berada secara individual di suatu lingkungan tertentu. Satu sel bakteri, misalnya, dapat tumbuh menjadi banyak sel jika berada dalam lingkungan yang sesuai (misalnya dalam medium pertumbuhan tertentu) tanpa harus ada interaksi dengan sistem biologis yang lain.

## Jasad Hidup Selular



### Doktrin Sel

Istilah sel pertama kali digunakan oleh Robert Hooke (1635-1703), seorang ilmuwan Inggris, untuk menjelaskan struktur potongan tipis gabus di bawah mikroskop. Setelah beberapa abad kemudian istilah sel tersebut digunakan untuk menyatakan satuan dasar minimum suatu jasad hidup yang mampu melakukan perbanyakan sendiri (*self-duplication*). Satuan dasar tersebut menentukan struktur maupun fungsi semua jasad hidup, baik jasad tingkat rendah maupun jasad tingkat tinggi. Doktrin sel menyatakan bahwa semua sel berasal dari sel yang sudah ada sebelumnya dan masing-masing sel mempunyai sistem kehidupan sendiri. Pada jasad hidup yang terdiri atas banyak sel, masing-masing sel juga mempunyai peranan yang terpadu dengan sel-sel lainnya di dalam jasad tersebut.



Semua sel tersusun atas komponen-komponen kimiawi utama yaitu protein, asam nukleat, lemak, dan polisakarida. Oleh karena sel-sel jasad hidup yang ada di alam tersusun oleh komponen-komponen tersebut, meskipun dengan komposisi yang berbeda, maka diduga bahwa semua sel berasal dari sel leluhur yang sama (*universal ancestor*). Setelah melalui proses evolusi yang panjang akhirnya sel leluhur tersebut berkembang menjadi bermacam-macam sel seperti yang diketahui sekarang.

Sel adalah suatu satuan yang dinamis oleh karena selalu mengalami perubahan. Perubahan sel dapat berupa pertambahan ukuran dan volume, karena adanya proses pertumbuhan, maupun perubahan fungsi, misalnya karena proses diferensiasi. Bahkan pada waktu sel tidak mengalami pertumbuhan sebenarnya juga terjadi perubahan di dalam sel karena adanya proses metabolisme yang lain. Ditinjau dari segi metabolisme, maka sel dapat dikatakan sebagai suatu *sistem kimiawi*. Dalam sistem semacam ini, sel akan melakukan transformasi bahan atau nutrisi menjadi bentuk energi; sebaliknya, energi yang dihasilkan akan digunakan untuk melakukan transformasi lebih lanjut yang akhirnya akan bermuara dalam bentuk pertumbuhan dan perkembangan. Proses transformasi selular semacam ini akan melibatkan bermacam-macam reaksi molekular yang dikaji dalam berbagai disiplin ilmu, misalnya biologi sel, biokimia, fisiologi, genetika, maupun biologi molekular sel.





Proses transformasi selular hanya akan berlangsung jika struktur sel tidak mengalami perubahan ekstrem. Oleh karena itu, struktur sel merupakan pendukung bagi proses kehidupan sel. Hasil-hasil penelitian selama puluhan tahun telah menunjukkan bahwa struktur sel dan transformasi selular diatur secara rapi. Pengaturan selular tersebut dapat dilakukan karena sel mempunyai dua fungsi utama yaitu: (1) sebagai piranti kimiawi yang melakukan proses metabolisme, dan (2) sebagai piranti yang menyimpan kode-kode informasi biologis yang akan diturunkan ke dalam anaknya. Proses metabolisme akan berlangsung sesuai dengan informasi biologis yang disimpan di dalam sel yang bersangkutan. Informasi biologis tersebut tersimpan dalam bentuk kode-kode genetik yang berada di dalam bahan genetik, yaitu molekul DNA (*deoxyribonucleic acid*). Informasi genetik tersebut harus disalin dan diterjemahkan melalui proses ekspresi genetik yang kompleks menjadi rangkaian asam-asam amino yang spesifik. Rangkaian asam amino (protein) tersebut kemudian akan digunakan di dalam proses metabolisme sel. Penjabaran mengenai proses ekspresi genetik sel dengan segala aspek yang terlibat itulah yang akan merupakan bahan kajian utama dalam buku ini.

## Penggolongan Jasad Selular

Dari segi satuan dasar individu, jasad hidup selular yang ada di alam dapat digolongkan menjadi **jasad bersel tunggal** (*unicellular organism*), dan **jasad bersel banyak** (*multicellular organism*). Penggolongan jasad selular dapat juga didasarkan atas struktur dan organisasi sel yaitu jasad **prokaryot** dan jasad **eukaryot**. Oleh karena itu jasad selular dapat dikelompokkan seperti pada Tabel 2.1.

Tabel 2.1 ► Penggolongan jasad selular.

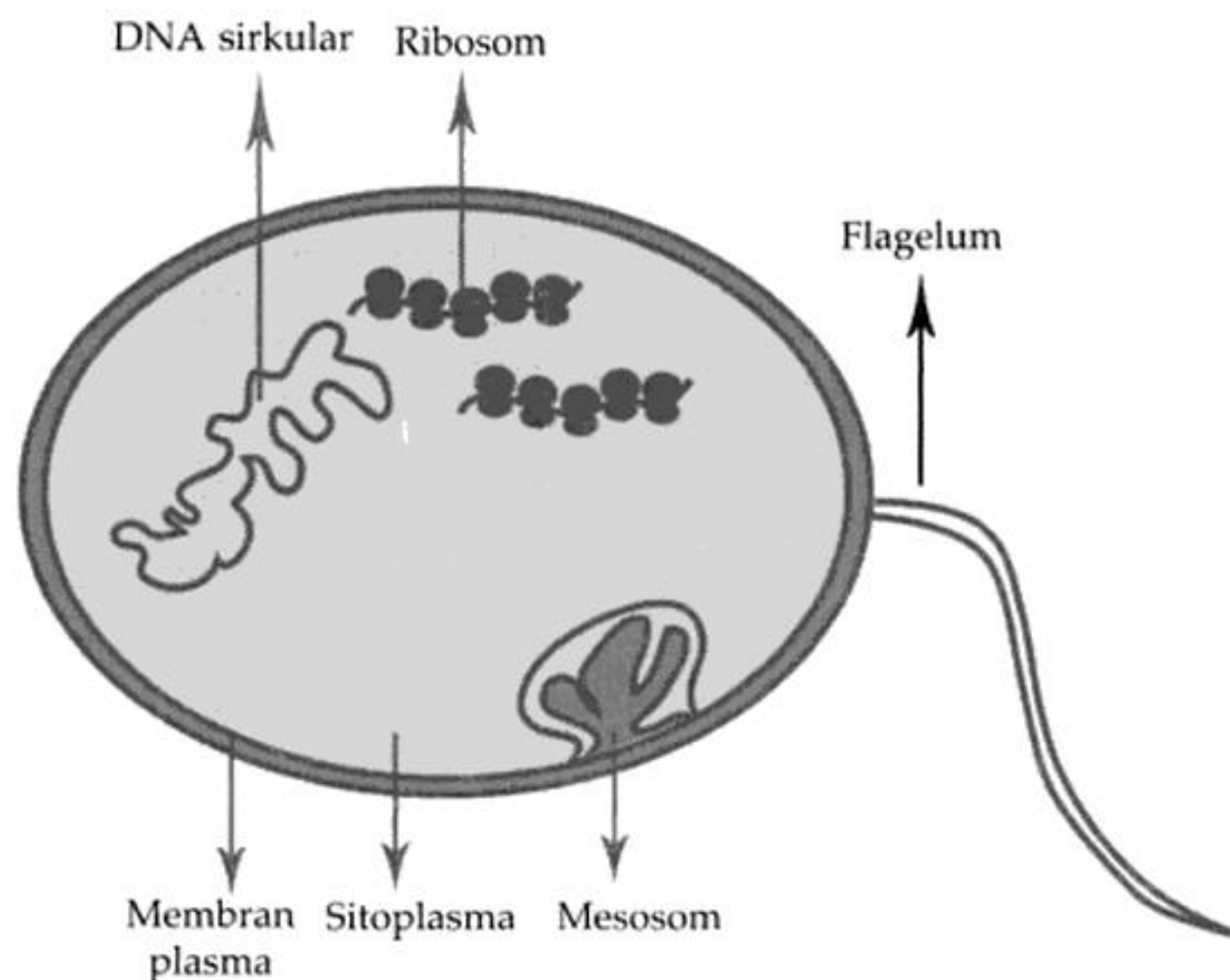
Satuan dasar	Organisasi sel	Contoh
Sel tunggal	Prokaryot	<i>Escherichia coli</i>
	Eukaryot	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>
Sel banyak (multisel)	Eukaryot	Tanaman tingkat tinggi, manusia, hewan

Jasad hidup bersel tunggal adalah jasad hidup yang satu individunya terdiri atas satu sel, sedangkan pada jasad bersel banyak, satu individunya terdiri atas banyak sel. Dengan demikian satu sel mikrobia eukaryot, misalnya khamir *Saccharomyces cerevisiae*, dengan satu sel manusia mempunyai perbedaan fungsional yang sangat mendasar karena satu sel khamir tersebut merupakan satu individu lengkap sedangkan satu sel manusia hanya sebagian kecil dari individu lengkap. Meskipun demikian, kedua macam sel tersebut juga mempunyai derajat kemiripan yang tinggi, khususnya struktur dasar dan organisasinya.



### Sel Jasad Prokaryot

Struktur dasar sel prokaryot dapat dilihat pada Gambar 2.1. Suatu sel prokaryot terdiri atas struktur-struktur utama yaitu: (1) dinding sel, (2) membran plasma sel, (3) ribosom, dan (4) bahan genetik. Secara organisasi, sel prokaryot mempunyai struktur yang lebih sederhana dibandingkan dengan jasad eukaryot. Salah satu ciri struktural utama yang membedakannya dengan jasad eukaryot adalah tidak adanya membran inti sel (nukleus) sehingga jasad ini disebut **prokaryot**. Di samping itu pada sel prokaryot tidak ada organel khusus, misalnya mitokondria, badan Golgi, retikulum endoplasma, dan lain-lainnya seperti yang ada pada sel eukaryot.



Gambar 2.1 Struktur dasar sel prokaryot.

Dinding sel prokaryot, misalnya bakteri, mempunyai komposisi kimiawi yang berbeda dari komposisi kimiawi dinding sel tumbuhan. Dinding sel bakteri mengandung protein, lemak, dan polisakarida. Pada kelompok sianobakteri (*cyanobacteria*) dinding selnya terdiri atas polisakarida sederhana misalnya selulosa. Berdasarkan atas komposisi dinding selnya, bakteri dapat dibedakan menjadi dua kelompok yaitu bakteri Gram-positif (misalnya *Bacillus subtilis*) dan bakteri Gram-negatif (misalnya *Escherichia coli*). Beberapa jenis bakteri juga mempunyai struktur tambahan di luar dinding sel yang disebut *kapsul*. Dinding sel dan kapsul berfungsi sebagai pelindung sel terhadap tekanan osmotik dan mekanik sekaligus memberikan bentuk.



Membran plasma terdiri atas campuran lemak dan protein. Membran plasma berfungsi sebagai selaput sel yang bersifat semipermeabel yang mengatur keluar masuknya molekul dan ion-ion. Pada bakteri Gram-positif, membran plasma membentuk lipatan yang dikenal sebagai **mesosom**. Pada bagian yang menghadap sitoplasma, mesosom sering berasosiasi dengan DNA sehingga diduga berperan sebagai tempat perlekatan DNA terutama pada waktu replikasi. Di samping itu mesosom juga berperan dalam proses sekresi.





Ribosom merupakan partikel kecil yang terdiri atas protein dan molekul RNA (*ribonucleic acid*) dan berfungsi dalam proses translasi (sintesis protein). Satu sel dapat mengandung sampai 10.000 ribosom sehingga massanya dapat mencapai 40% dari massa total sel bakteri. Pembicaraan mengenai ribosom akan dilakukan lebih rinci pada bagian mengenai proses translasi.

Bahan genetik pada sel prokaryot tidak terletak di dalam suatu organel khusus karena tidak ada membran nukleus seperti pada jasad eukaryot. Bahan genetik membawa informasi-informasi genetik yang akan menentukan sifat-sifat jasad tersebut. Bahan genetik utama pada bakteri umumnya hanya terdiri atas satu molekul DNA untai-ganda (*double-stranded DNA*) berbentuk lingkaran (kromosom bakteri). Meskipun demikian seringkali ada bahan genetik tambahan yang disebut **plasmid**. Pada beberapa bakteri ukuran plasmid sama atau bahkan lebih besar dari ukuran bahan genetik utamanya (kromosom bakteri).

Di samping komponen-komponen utama tersebut, ada komponen sel yang lain, misalnya flagela yang merupakan alat gerak pada beberapa spesies bakteri dan pili yang merupakan saluran untuk perpindahan bahan genetik (DNA) dari satu sel ke sel lain. Beberapa bakteri juga membentuk struktur khusus, misalnya **endospora**.

Ukuran sel jasad prokaryot bervariasi dari yang berdiameter 5 mm sampai yang berukuran "raksasa" sekitar 750 mm, yaitu bakteri *Thiomargarita namibiensis*. Bentuk sel bakteri juga sangat beragam. Bentuk sel prokaryot ada yang kokus (*coccus*), batang, spiral dan lain-lain. Beberapa contoh jasad prokaryot yang banyak digunakan dalam studi biologi molekular antara lain adalah bakteri *Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium*, *Streptomyces* sp., *Rhizobium* sp., *Bacillus subtilis*, *Agrobacterium tumefaciens*.

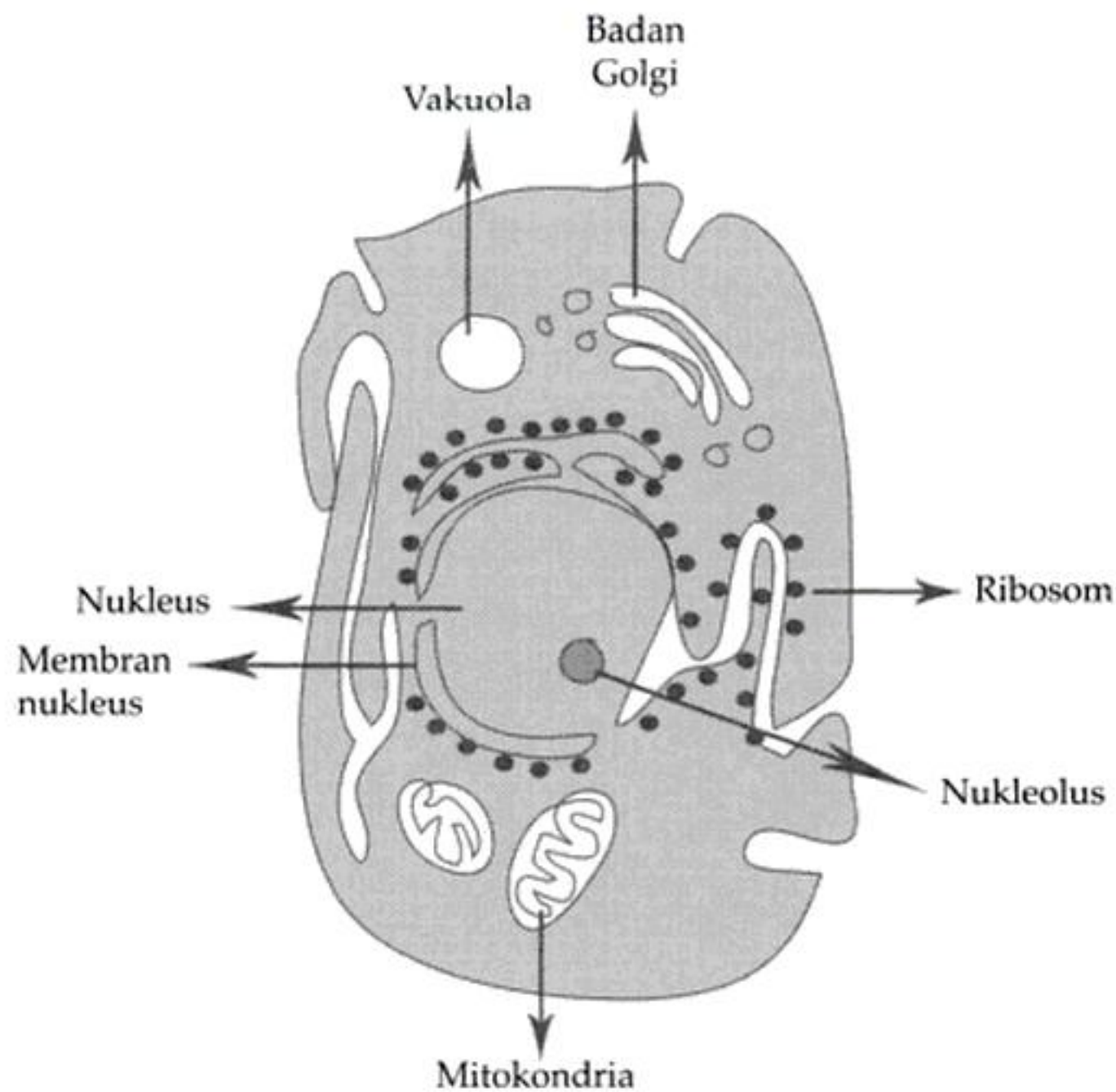
### Sel Jasad Eukaryot



Sel jasad eukaryot mempunyai struktur dan organisasi yang lebih kompleks dibandingkan dengan sel prokaryot (Gambar 2.2). Pada jasad eukaryot bahan genetiknya (DNA) berada di dalam suatu membran nukleus sehingga jasad eukaryot mempunyai struktur nukleus yang jelas. Membran nukleus jasad eukaryot terdiri atas dua lapis, yaitu **membran dalam** dan **membran luar**. Pada beberapa tempat, kedua lapisan membran nukleus tersebut berfusi atau menyatu membentuk pori-pori nukleus yang berperan sebagai penghubung antara bagian dalam nukleus dengan sitoplasma. Pada bagian lebih lanjut buku ini akan dijelaskan bahwa struktur membran nukleus tersebut menjadi salah satu pembeda antara eukaryot dengan prokaryot dalam hal proses ekspresi genetik.

Organisasi bahan genetik (DNA kromosom) pada eukaryot mempunyai beberapa perbedaan mendasar dengan organisasi DNA kromosom prokaryot. Pada eukaryot bahan genetik utamanya umumnya terdiri atas lebih dari satu kromosom berbentuk linear yang dikemas sedemikian rupa dengan adanya protein yang disebut **histon**. Pada beberapa jasad eukaryot, khususnya jasad eukaryot tingkat rendah, juga ada bahan genetik ekstrakromosom (**plasmid**).





Gambar 2.2 Struktur dasar sel eukaryot.

Ciri lain sel eukaryot adalah sudah ada pembagian ruang yang jelas di dalam sel sehingga ada bermacam-macam organel yang masing-masing mempunyai fungsi khusus. Pada sel tumbuhan, struktur terluar selnya adalah dinding sel yang terdiri atas polimer selulosa, sedangkan pada sel hewan tidak terdapat dinding sel. Beberapa organel penting yang terdapat di dalam sel eukaryot antara lain adalah: **mitokondria** (tempat produksi energi selular), **retikulum endoplasma kasar** (berperan dalam proses sekresi protein dan tempat melekatnya ribosom), **retikulum endoplasma halus** (tempat detoksifikasi senyawa-senyawa tertentu dan sintesis lemak), **badan Golgi** (berperanan dalam sekresi dan sortasi/pemilahan protein), **kloroplas** (tempat berlangsungnya reaksi fotosintesis pada tumbuhan), **vakuola** (tempat penyimpanan air serta produk metabolisme), dan organel-organel lain. Penjelasan rinci mengenai struktur sel eukaryot dapat dibaca lebih lanjut pada buku-buku mengenai biologi sel.

Salah satu contoh jasad eukaryot yang paling banyak digunakan dalam studi biologi molekular adalah khamir *Saccharomyces cerevisiae*. Jasad ini banyak digunakan sebagai model eukaryot karena merupakan jasad renik bersel satu yang mudah ditumbuhkan, dasar-dasar biologi selnya sudah dipelajari selama bertahun-tahun, serta mempunyai derajat kemiripan struktural dan organisasi sel yang dekat dengan sel eukaryot tingkat tinggi. Khamir juga banyak digunakan untuk kepentingan-kepentingan praktis, misalnya dalam industri minuman beralkohol, dan bahkan sekarang juga dipergunakan sebagai inang untuk produksi protein heterolog, termasuk vaksin. Selain khamir, jasad eukaryot bersel satu yang juga banyak diteliti adalah *Chlamydomonas* dan *Tetrahymena*.

Studi biologi molekular juga sering menggunakan model sel eukaryot tingkat tinggi, misalnya sel hewan. Akan tetapi jika dibandingkan dengan studi menggunakan





bakteri dan khamir, studi dengan sel hewan relatif lebih lambat perkembangannya. Hal ini antara lain disebabkan oleh faktor organisasi sel yang lebih kompleks. Jaringan sel yang diisolasi dari hewan umumnya terdiri atas campuran beberapa tipe sel yang mempunyai aras (*level*) diferensiasi yang berbeda. Selain itu, sel hewan yang diisolasi dan ditumbuhkan dalam medium sintetik mempunyai keadaan fisiologis yang berbeda dari sel yang merupakan bagian jaringan tubuh hewan yang utuh. Keadaan semacam ini berbeda dari keadaan sel prokaryot atau eukaryot bersel tunggal, karena sel prokaryot dalam medium sintetik akan mempunyai sifat-sifat fisiologis yang relatif sama dengan sel bakteri yang ada di alam. Oleh karena itu studi dengan menggunakan sel jasad eukaryot tingkat tinggi seringkali menghasilkan efek gabungan akibat adanya bermacam-macam tipe sel.

## Virus

Virus adalah suatu partikel yang mengandung bahan genetik berupa DNA atau RNA yang diselubungi oleh protein yang disebut **kapsid** dan pada beberapa virus ada juga komponen lain, misalnya lemak. Satuan dasar virus disebut **virion**. Virus hanya dapat memperbanyak diri jika berada di dalam suatu sel inang yang sesuai. Jika berada di luar suatu sistem selular, virus tidak mampu memperbanyak diri karena tidak mempunyai sistem enzim yang dapat digunakan untuk sintesis partikel virus yang baru. Oleh karena itu virus disebut sebagai **parasit obligat** dan seringkali juga dianggap sebagai batas antara jasad hidup dan jasad mati. Diameter virus bervariasi dari 20–300 nm sehingga ukurannya lebih kecil dari sel prokaryot yang paling kecil.

Pada awalnya virus diklasifikasikan berdasarkan atas inang yang ditumpanginya sehingga ada tiga kelompok virus yaitu (1) **virus hewan**, (2) **virus tumbuhan**, dan (3) **virus bakteri (bakteriofag)**. Bahan genetik virus ada yang berupa molekul DNA dan ada yang berupa RNA. Molekul DNA dan RNA tersebut ada yang berupa molekul untai-tunggal (*single-stranded*) dan ada yang berupa molekul untai-ganda (*double-stranded*). Ekspresi genetik virus dilakukan dengan menggunakan sistem enzim yang ada di dalam sel inang.

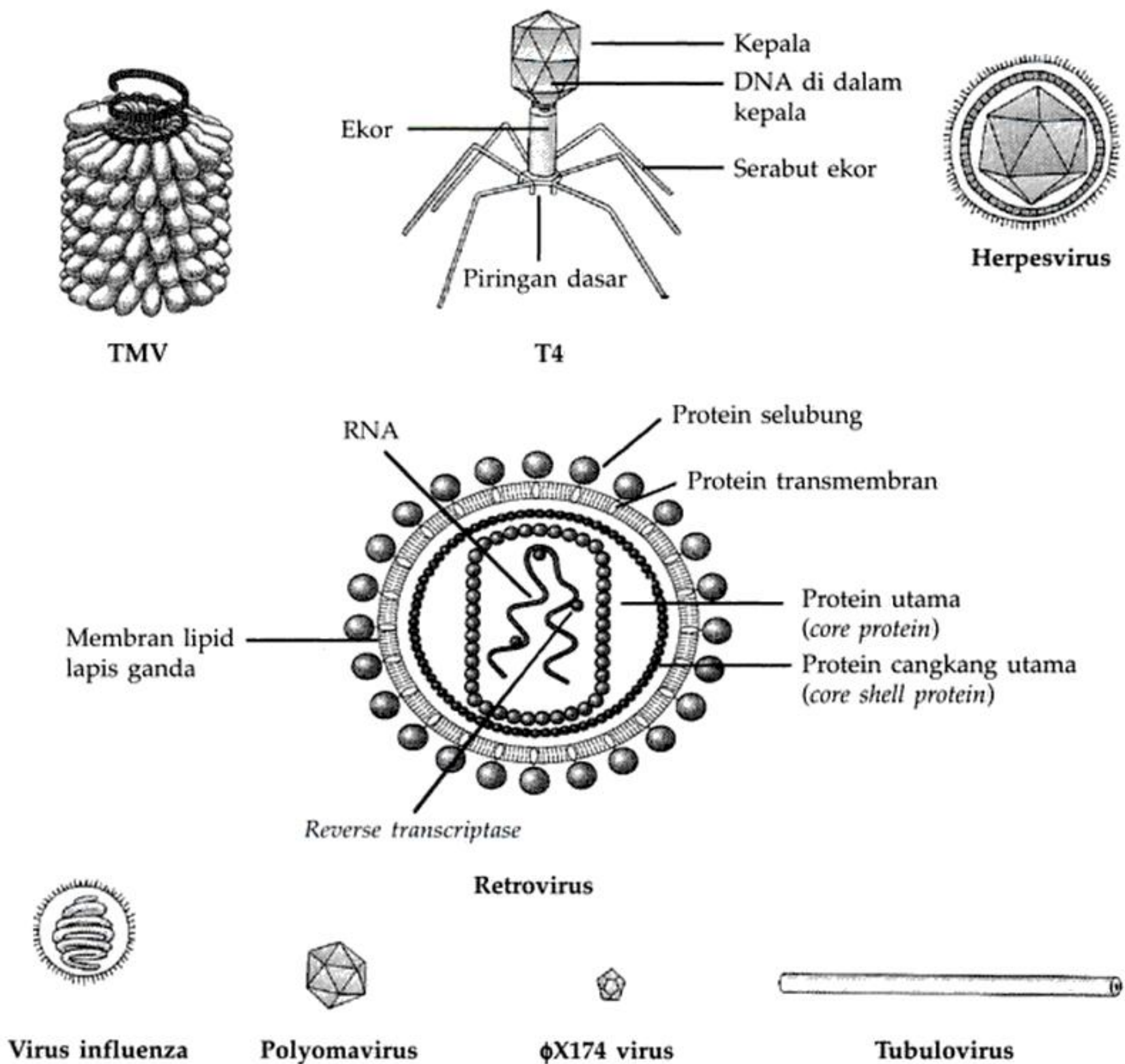
Di samping virus DNA dan virus RNA, ada partikel yang lebih sederhana dari virus yaitu **viroid** dan **prion**. **Viroid** adalah molekul kecil RNA yang terdiri atas 359 basa nukleotida dan tidak diselubungi oleh protein. Salah satu contoh viroid diketahui menjadi penyebab suatu penyakit pada tanaman kentang. **Prion** adalah suatu partikel yang terdiri atas molekul kecil protein (ada yang hanya terdiri atas 250 asam amino) yang tidak mempunyai asam nukleat. Prion diketahui merupakan agensia infeksi yang menyebabkan beberapa macam penyakit neuro-degeneratif, misalnya penyakit BSE (*bovine spongiform encephalopathy*) atau “*mad cow disease*”, penyakit *scrapie* pada domba, penyakit Creutzfeldt-Jakob pada manusia, dan penyakit Gertsmann-Straussler-Scheinker (GSS) pada manusia. Istilah **prion** pertama kali dilontarkan oleh Stanley B. Prusiner dari *University of California*, San Fransisco pada tahun 1982. Kata **prion** berasal dari istilah *proteinaceous infec-*





*tious particle* karena agensia penyebab penyakit ini hanya berupa molekul protein. Agensia infeksi ini terdiri atas suatu protein yang secara alami merupakan protein yang ada pada membran sel yang normal, tetapi telah mengalami perubahan konformasi. Protein yang telah mengalami perubahan konformasi tersebut akan menginduksi perubahan konformasi pada protein serupa yang dihasilkan oleh sel sehingga terjadi reaksi berantai yang menyebabkan terjadinya perkembangan penyakit. Protein prion diketahui terakumulasi di dalam jaringan otak. Salah satu bagian protein prion dapat menyebabkan *apoptosis*.

Meskipun virus bersifat parasit, namun perkembangan dalam genetika molekular telah memungkinkan eksploitasi virus untuk kepentingan-kepentingan praktis. Bahan genetik virus tertentu telah dipelajari secara rinci dan dimanipulasi untuk digunakan dalam eksperimen genetik (rekayasa genetik). Gambaran skematik beberapa macam virus dapat dilihat pada Gambar 2.3.



**Gambar 2.3** Skema beberapa virus. TMV dan retrovirus adalah kelompok virus yang mempunyai bahan genetik berupa RNA. Gambar di atas tidak menunjukkan perbandingan ukuran yang sesungguhnya di antara virus-virus tersebut.



### Contoh Soal

Jelaskan perbedaan dasar struktur sel prokaryot dengan sel eukaryot.

Jawaban:

Perbedaan utama antara sel prokaryot dengan eukaryot terletak pada keberadaan inti sel (nukleus). Jasad prokaryot tidak mempunyai inti sel yang jelas, sedangkan pada sel eukaryot terdapat struktur inti sel yang jelas. Selain itu, sel eukaryot mempunyai organel-organel khusus, misalnya mitokondria, retikulum endoplasma, badan Golgi, dan lain-lain.

## Energi dan Reaksi Kimia Selular

### Dua golongan reaksi biokimia

Jasad hidup dapat tumbuh dan berkembang karena adanya ribuan reaksi biokimia yang berlangsung di dalam sel. Reaksi-reaksi biokimia tersebut pada dasarnya dapat dikelompokkan menjadi dua golongan reaksi besar yaitu **reaksi biosintetik (anabolik)**, dan **reaksi degradatif (katabolik)**. Reaksi biosintetik merupakan reaksi biokimia yang dilakukan oleh sel untuk menyusun komponen-komponen sel, misalnya asam-asam amino, asam nukleat, dan lain-lain. Reaksi degradatif adalah reaksi biokimia perombakan senyawa kimia untuk diubah menjadi senyawa lain, baik untuk produksi energi selular maupun sebagai prekursor dalam biosintesis komponen-komponen sel. Reaksi biosintetik dan degradatif merupakan serangkaian reaksi yang saling berkaitan satu sama lain dan secara umum dikenal sebagai proses **metabolisme** jasad hidup.

### Hubungan spontanitas reaksi dan perubahan energi bebas

Metabolisme pada dasarnya merupakan aktivitas yang dilakukan oleh sel untuk menghasilkan energi (ATP), senyawa pereduksi (NADPH), dan molekul prekursor. Energi (ATP) digunakan untuk mendorong reaksi-reaksi biokimia sehingga dapat berlangsung, misalnya dalam kontraksi otot, transpor nutrisi, perombakan senyawa karbohidrat, dan lain-lain. Aras suatu reaksi biokimia dapat dijelaskan dengan suatu konsep termodinamika yang dikenal dengan  $\Delta G$  atau **perubahan energi bebas**. Nilai perubahan energi bebas akan menentukan apakah suatu reaksi berlangsung secara spontan atau tidak.

1. Suatu reaksi akan berlangsung secara spontan jika nilai  $\Delta G$  negatif.
2. Sistem akan berada dalam keseimbangan jika nilai  $\Delta G$  sama dengan nol.
3. Jika nilai  $\Delta G$  berharga positif maka reaksi tidak dapat berlangsung secara spontan sehingga diperlukan masukan energi agar reaksinya dapat berlangsung.

Meskipun demikian nilai  $\Delta G$  suatu reaksi tidak tergantung pada mekanisme molekuler transformasi suatu senyawa menjadi senyawa lain. Di samping itu nilai reaksi biosintetik  $G$  juga tidak memberikan gambaran mengenai laju suatu reaksi.

Reaksi biosintetik dan degradatif dapat dibedakan berdasarkan atas nilai perubahan energi bebasnya. Dalam reaksi biosintetik, misalnya yang hanya berupa penyusunan molekul-molekul kecil menjadi molekul yang lebih besar, maka nilai

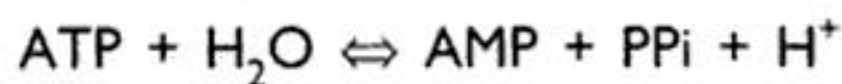
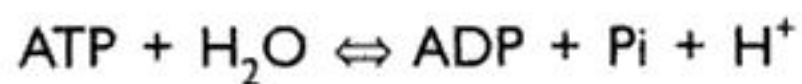




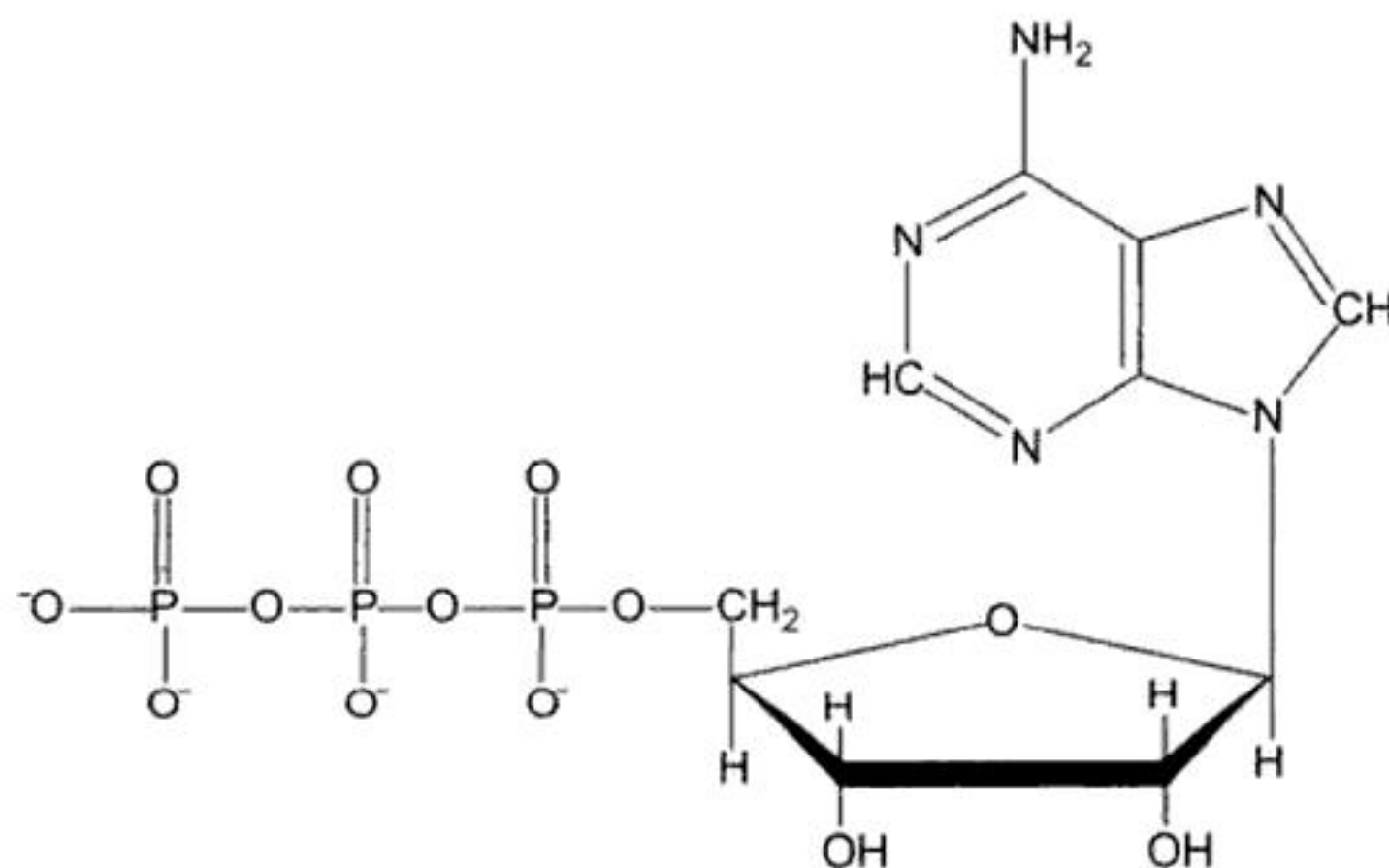
$\Delta G$  akan berharga positif. Dengan demikian reaksi biosintetik tidak akan berlangsung jika tidak didukung oleh serangkaian reaksi yang melepaskan energi sebesar yang diperlukan oleh reaksi biosintetik. Sebaliknya, dalam reaksi degradatif terjadi penurunan energi bebas ( $\Delta G < 0$ ) sehingga degradasi merupakan reaksi yang bersifat spontan tetapi dapat dipercepat oleh adanya aktivitas enzimatik.

Reaksi degradatif seringkali diikuti oleh serangkaian reaksi yang berpuncak pada sintesis senyawa yang mengandung ester fosfat atau ikatan pirofosfat, misalnya adenosin trifosfat (ATP). Jika senyawa tersebut dihidrolisis, maka akan dihasilkan energi bebas yang besar sehingga dapat digunakan untuk mendorong reaksi biosintetik. ATP merupakan salah satu senyawa paling penting dalam sistem energetik sel.

ATP adalah nukleotida yang terdiri atas *adenine*, gugus ribosa, dan satu satuan trifosfat (Gambar 2.4). ATP merupakan molekul berenergi tinggi karena gugus trifosfatnya mengandung dua ikatan fosfoanhidrid. Jika ATP dihidrolisis menjadi adenosin difosfat (ADP) dan ortofosfat ( $P_i$ ), atau menjadi adenosin monofosfat (AMP) dan pirofosfat ( $PP_i$ ), maka akan dibebaskan energi bebas yang besar.



Energi bebas yang dilepaskan dalam hidrolisis ATP akan digunakan untuk mendorong reaksi-reaksi yang memerlukan energi misalnya glikolisis. Sebaliknya, ATP dapat dibentuk dari ADP dan  $P_i$ . Oleh karena itu siklus ATP-ADP merupakan sistem pertukaran energi yang sangat penting dalam proses biologis.



Gambar 2.4 Struktur molekul ATP (adenosin trifosfat).

### Produksi ATP

Energi dalam bentuk ATP berasal terutama dari ADP. Produksi ATP dapat terjadi jika sel melakukan metabolisme senyawa yang mempunyai energi potensial yang terikat di dalam senyawa tersebut. Contoh senyawa berenergi potensial itu adalah





karbohidrat, asam lemak, dan asam amino. Jika karbohidrat, misalnya glukosa, didegradasi melalui serangkaian reaksi glikolisis maka akan dihasilkan ATP yang dapat digunakan untuk reaksi metabolik yang lain. Dalam reaksi glikolisis, glukosa akan diubah menjadi piruvat yang diikuti dengan produksi ATP. Pada jasad aerob glikolisis akan dilanjutkan dengan siklus asam sitrat (siklus Krebs) dan proses fosforilasi oksidatif. Dalam keadaan aerob, piruvat akan masuk ke dalam mitokondria dan dioksidasi secara lengkap menjadi  $\text{CO}_2$  dan  $\text{H}_2\text{O}$ . Sebaliknya, dalam beberapa jasad anaerob, atau pada jasad fakultatif anaerob yang ditumbuhkan dalam keadaan anaerob, maka piruvat akan diubah menjadi laktat. Pada jasad tertentu, misalnya khamir, piruvat akan diubah menjadi etanol dalam keadaan anaerob.

Selama berlangsungnya glikolisis akan dihasilkan 2 ATP (netto). Jika reaksi metabolisme glukosa dilakukan dalam keadaan aerob, maka dalam siklus Krebs akan dihasilkan 2 ATP sedangkan dalam proses fosforilasi oksidatif akan dibentuk 32 ATP. Dengan demikian, total ATP yang dihasilkan dari oksidasi satu molekul glukosa adalah 36 ATP, jika elektron dari senyawa pereduksi NADH diangkut ke dalam mitokondria melalui *glycerol phosphate shuttle*. Dengan menggunakan *shuttle* ini maka dari tiap molekul NADH akan dihasilkan 2 ATP. Akan tetapi pada organ tertentu, misalnya jantung dan liver, total ATP yang dihasilkan adalah 38 ATP karena elektron dari senyawa pereduksi NADH diangkut ke dalam mitokondria dengan menggunakan *malate-aspartate shuttle*. Dengan cara ini maka akan dihasilkan 3 ATP per molekul NADH yang diangkut ke dalam mitokondria.

### Contoh Soal

Sebutkan dua rangkaian reaksi besar yang terjadi di dalam sel.

*Jawaban:*

Dua rangkaian reaksi besar yang terjadi di dalam sel adalah reaksi **katabolisme**, yaitu reaksi perombakan (reaksi degradatif), dan reaksi **anabolisme**, yaitu reaksi sintesis. Kedua rangkaian reaksi tersebut saling terkait sehingga katabolisme tidak akan terjadi jika reaksi anabolisme tidak berlangsung, demikian pula sebaliknya.

### Biokatalis

Selain protein struktural, sel juga menyintesis sekelompok protein yang mempunyai fungsi khusus yaitu enzim sebagai biokatalis. Biokatalis oleh enzim merupakan aspek yang sangat penting dalam reaksi biokimia di dalam sel jasad hidup. Hampir semua reaksi biokimia di dalam sel dikatalisis oleh enzim. Enzim mempunyai kemampuan mempercepat reaksi transformasi kimiawi paling tidak sampai sejuta kali lipat jika dibandingkan dengan transformasi kimia tanpa katalis. Meskipun demikian, enzim tidak mengubah keseimbangan reaksi, melainkan menurunkan energi aktivasi suatu reaksi. Enzim mempunyai karakteristik utama yaitu **kemampuan katalitik** dan **spesifisitas**. Hampir semua enzim yang telah diketahui berupa



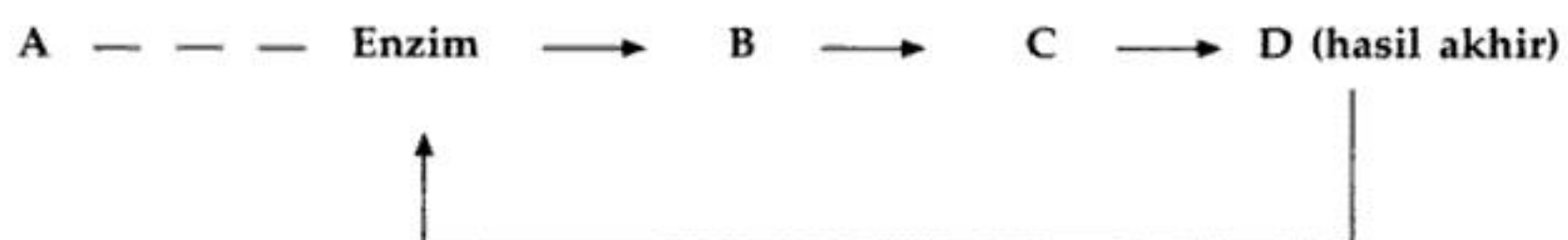


protein, meskipun ada molekul RNA yang juga mempunyai sifat katalitik (ribozim), misalnya RNAseP yang berperan dalam pemrosesan tRNA pada *Escherichia coli*, dan RNA yang berperan dalam pemrosesan rRNA pada *Tetrahymena*.

Enzim mempunyai spesifisitas sangat tinggi, baik terhadap reaksi yang dikatalisis maupun substrat. Suatu enzim umumnya mengkatalisis satu macam reaksi atau sekelompok reaksi yang mempunyai keterkaitan sangat dekat. Reaksi samping yang mengarah ke pembentukan produk sampingan biasanya tidak terjadi pada reaksi yang dikatalisis oleh enzim. Selain itu spesifisitas enzim terhadap substrat umumnya sangat tinggi bahkan seringkali mutlak, artinya satu macam enzim hanya akan bereaksi terhadap satu macam substrat. Sebagai contoh, enzim proteolitik hanya akan menghidrolisis suatu ikatan peptida. Tripsin adalah salah satu contoh enzim proteolitik yang mengkatalisis pemutusan ikatan peptida hanya pada sisi karboksil residu lisin dan arginin. Thrombin adalah enzim yang bahkan lebih spesifik daripada tripsin karena menghidrolisis ikatan arginin-lisin hanya pada urutan peptida tertentu.

Dalam studi molekular dan rekayasa genetik peranan enzim sangat vital. Telah diketahui ada banyak enzim yang mampu memotong DNA (**enzim endonuklease restriksi**) hanya pada urutan nukleotida tertentu. Selain itu ada enzim yang dapat digunakan untuk menyambung dua potongan DNA (DNA ligase). Dengan memanfaatkan enzim-enzim yang mempunyai spesifisitas sangat tinggi semacam ini, orang dapat mempelajari proses molekular dalam sel secara lebih rinci.

Meskipun enzim mempunyai kemampuan mempercepat reaksi, namun kemampuan katalitik tersebut tidak secara terus-menerus diaktifkan. Banyak contoh enzim yang aktivitasnya dikendalikan dengan mekanisme tertentu. Enzim yang mengkatalisis reaksi pertama dalam suatu jalur biosintetik biasanya akan dihambat aktivitasnya oleh hasil akhir jalur reaksi tersebut (penghambatan umpan-balik, *feed-back inhibition*). Sebagai contoh, biosintesis asam amino isoleusin pada bakteri mempunyai sistem pengendalian aktivitas enzim semacam ini. Enzim pertama yang berperan di dalam biosintesis isoleusin, yaitu treonin deaminase, akan dihambat aktivitasnya jika konsentrasi isoleusin di dalam sel sudah mencapai aras tertentu. Skema penghambatan umpan-balik suatu enzim digambarkan pada Gambar 2.5.



**Gambar 2.5** ► Skema penghambatan umpan-balik aktivitas enzim. D adalah hasil akhir jalur reaksi perubahan substrat A menjadi D. Pada aras tertentu, D akan menghambat aktivitas enzim yang mengkatalisis reaksi pertama dalam perubahan substrat A menjadi B.



Dalam penghambatan semacam ini isoleusin akan berikatan dengan enzim pada **sisi pengaturan** (*regulatory site*) yang merupakan bagian yang berbeda dari **sisi katalitik** (*catalytic site*).

Aktivitas enzim dapat juga dikendalikan oleh **protein pengendali** (*regulatory protein*), baik yang meningkatkan aktivitas atau justru menghambatnya, misalnya protein kalmodulin yang mengendalikan aktivitas bermacam-macam enzim pada jasad eukaryot. Sifat katalitik enzim dapat pula dipengaruhi oleh modifikasi kovalen (*covalent modification*), misalnya melalui fosforilasi residu treonin dan tirosin. Beberapa enzim disintesis dalam bentuk prekursor yang tidak aktif (zimogen). Prekursor enzim semacam ini dapat diaktifkan oleh aktivitas proteolitik, misalnya pengaktifan prekursor tripsinogen dalam pankreas melalui pemotongan ikatan peptida tertentu. Selain proses pengendalian seperti yang telah disinggung tersebut, aktivitas enzimatik pada jasad hidup dapat pula ditentukan pada aras sintesisnya, misalnya melalui pengendalian transkripsi dan translasi. Proses pengendalian semacam ini akan dijelaskan secara lebih luas dalam bagian lain buku ini.

## Pertumbuhan Jasad Renik

Perkembangan biologi molekular banyak ditentukan oleh studi dengan menggunakan jasad renik (mikroorganisme) sebagai model, khususnya bakteri *Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium*, khamir *Saccharomyces cerevisiae*, dan bakteriofag. Oleh karena itu, dalam bagian ini akan diuraikan beberapa aspek penting yang menyangkut pertumbuhan jasad renik. Jasad renik, baik kelompok prokaryot maupun eukaryot, dapat ditumbuhkan dalam medium cair maupun medium padat. Komponen medium untuk pertumbuhan jasad renik dapat berupa campuran bermacam-macam mineral anorganik yang konsentrasinya tertentu maupun berupa bahan-bahan organik. Kebutuhan jasad renik akan nutrien bervariasi antara jasad satu dengan jasad yang lain, meskipun ada medium yang dapat digunakan untuk menumbuhkan bermacam-macam jasad renik yang berbeda. Dari segi susunan senyawanya, pada dasarnya ada dua macam medium yang dapat digunakan untuk menumbuhkan jasad renik yaitu medium lengkap dan medium minimal. Medium lengkap tersusun atas semua senyawa yang dibutuhkan untuk menumbuhkan jasad renik tertentu. Biasanya medium semacam ini dibuat dari bahan-bahan organik, misalnya ekstrak khamir, ekstrak daging, ekstrak malt, dan sebagainya ditambah dengan sumber karbon yang sesuai. Medium lengkap biasanya digunakan untuk menumbuhkan dan memelihara jasad renik yang tidak memerlukan nutrisi khusus sehingga diperoleh jumlah sel yang tinggi.

Medium minimal umumnya hanya terdiri atas mineral-mineral anorganik, sumber karbon, dan kadang-kadang ditambah dengan asam-asam amino tertentu atau vitamin. Medium minimal umumnya digunakan untuk memelihara *strain* jasad renik khusus, misalnya mutan, yang memerlukan nutrien khusus. Medium semacam ini seringkali juga digunakan untuk menghindari kontaminasi antarjasad renik yang mempunyai kebutuhan nutrisi khusus yang berbeda, misalnya dua macam





mutan bakteri *E. coli* yang berbeda kebutuhannya akan asam amino. Jika kedua macam mutan tersebut ditumbuhkan dalam medium lengkap maka ada risiko terjadi kontaminasi silang antara kedua mutan karena keduanya akan tumbuh dalam medium lengkap. Sebaliknya, jika medium yang digunakan untuk kedua mutan tersebut berbeda, disesuaikan dengan kebutuhan nutrisi masing-masing mutan, maka kemungkinan terjadi kontaminasi silang dapat dikurangi. Medium minimal juga digunakan dalam studi genetika atau biologi molekular karena umumnya jasad renik yang digunakan adalah mutan sehingga mempunyai kebutuhan nutrisi yang khusus.

Jika suatu jasad renik, misalnya bakteri, dapat tumbuh dalam medium minimal, yang berarti dapat menyintesis *semua* senyawa organik penyusun sel, maka bakteri tersebut bersifat **prototrof**. Sebaliknya, jika bakteri tersebut memerlukan senyawa organik tertentu, misalnya asam amino tertentu, maka bakteri tersebut bersifat **auksotrof**. Sebagai contoh, jika bakteri tersebut memerlukan asam amino arginin dalam medium maka bakteri tersebut disebut auksotrof arginin.

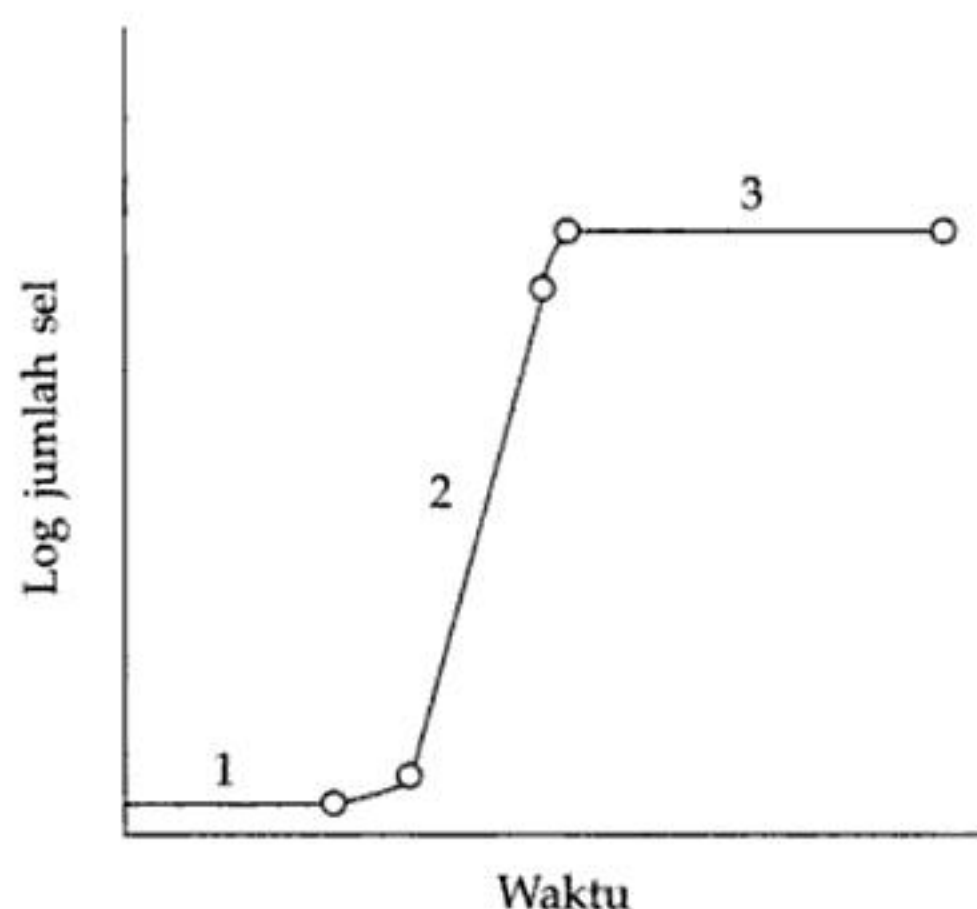
Pertumbuhan jasad renik dapat ditentukan secara kuantitatif dengan metode langsung maupun tidak langsung. Pengukuran pertumbuhan secara langsung dapat dilakukan dengan bermacam-macam cara, misalnya dengan menghitung jumlah sel menggunakan Petroff Hausser Bacteria Counter atau Hemasitometer, atau dengan mengukur kepekatan (turbiditas) selnya menggunakan spektrofotometer. Jumlah sel dapat dihitung secara langsung jika jasad renik tersebut ditumbuhkan dalam medium cair. Dalam perhitungan secara langsung semacam ini, yang terhitung adalah jumlah total jasad renik baik yang masih hidup maupun yang sudah mati. Pertumbuhan dapat juga ditentukan secara tidak langsung, misalnya dengan **metode penuangan (plating)** pada medium padat, atau dengan menimbang berat biomasanya. Dalam metode penuangan, jumlah sel ditentukan dengan menghitung jumlah koloni yang tumbuh dalam medium padat sehingga yang terhitung hanya sel-sel yang masih hidup.

Jika pertumbuhan jasad renik diikuti secara teratur dengan selang waktu tertentu, dan hasil perhitungannya kemudian diplot sebagai grafik, maka umumnya akan diperoleh pola pertumbuhan yang spesifik (Gambar 2.6). Pada awal pertumbuhan, sel akan beradaptasi terlebih dahulu dengan medium pertumbuhannya sehingga grafiknya relatif datar. Fase pertumbuhan ini disebut **fase lag (fase adaptasi)**. Panjang fase lag tergantung pada macam jasad renik dan kondisi pertumbuhannya, misalnya komposisi medium, faktor lingkungan, dan sebagainya. Setelah melalui fase adaptasi, jasad renik kemudian akan mulai memasuki fase pertumbuhan yang lebih cepat yang disebut **fase logaritmik (fase eksponensial)**. Dalam fase ini jasad renik sudah dapat beradaptasi secara baik dengan lingkungan pertumbuhannya sehingga mempunyai waktu penggandaan (*doubling time*) yang lebih singkat dibanding dengan fase sebelumnya. Waktu penggandaan adalah waktu yang diperlukan oleh sel untuk tumbuh menjadi dua kali lipat jumlahnya. Oleh karena medium digunakan terus menerus untuk pertumbuhan sel, maka konsentrasi nutrisi yang ada akan semakin berkurang sehingga akhirnya pertumbuhan sel menjadi lambat. Sel kemudian akan memasuki **fase pertumbuhan**





**stasioner.** Dalam fase ini jumlah sel yang hidup seimbang dengan jumlah sel yang mati sehingga grafiknya terlihat mendatar. Jika fase ini diteruskan maka jumlah sel yang mati akan menjadi lebih besar dibandingkan jumlah sel yang hidup sehingga sel akan memasuki **fase kematian**. Pola pertumbuhan seperti terlihat pada Gambar 2.6 dapat juga diubah, misalnya dengan memanipulasi kondisi pertumbuhannya.

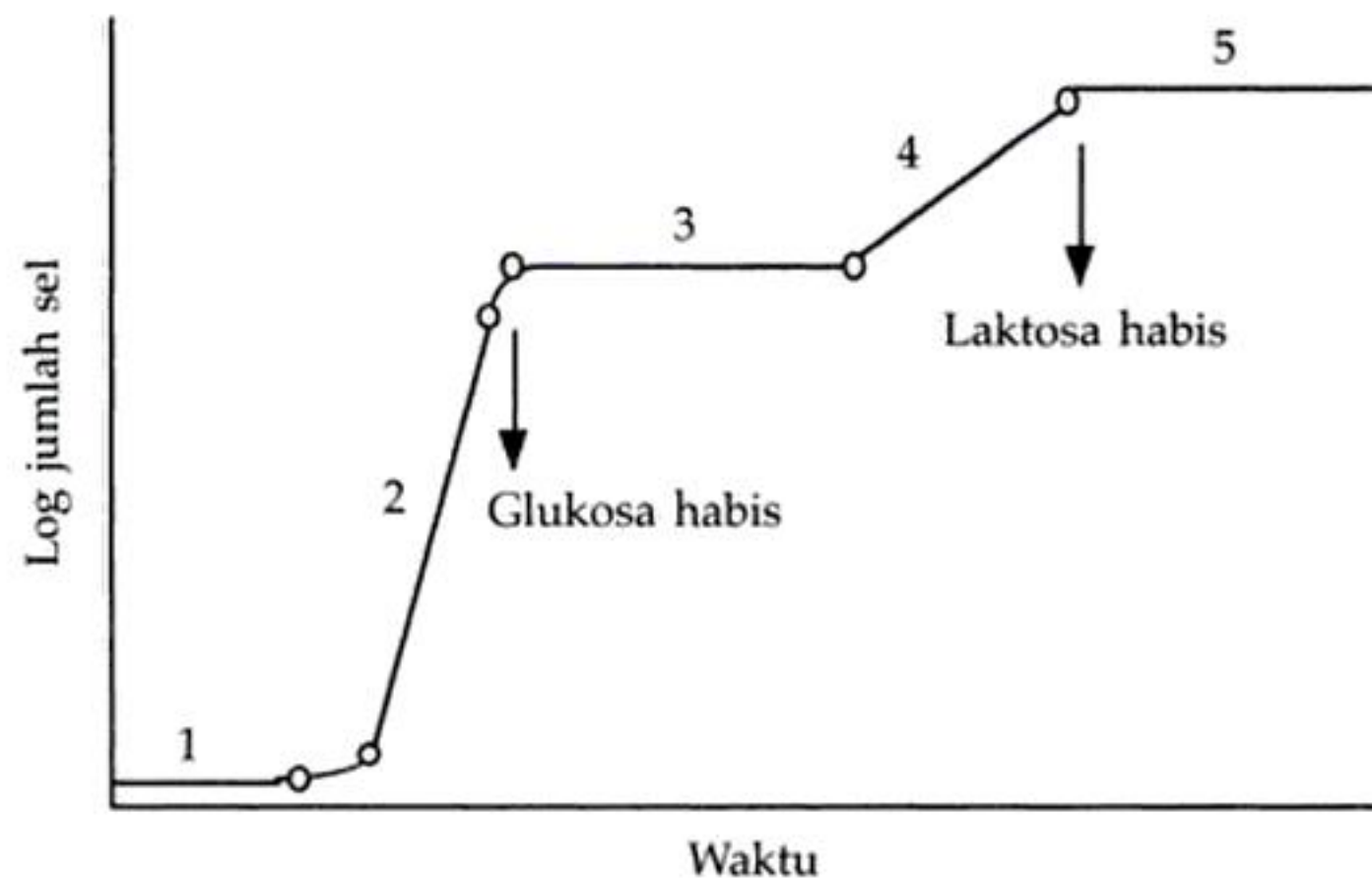


**Gambar 2.6** ▮ Kurva pertumbuhan mikrobial. Pertumbuhan mikrobial di dalam medium yang hanya mengandung satu macam sumber karbon menunjukkan beberapa fase pertumbuhan, yaitu: (1) fase adaptasi (fase *lag*), (2) fase pertumbuhan eksponensial, (3) fase stasioner.

Gambar 2.6 menunjukkan pola pertumbuhan jasad renik di dalam medium yang mengandung satu macam sumber karbon yang mudah dimetabolisme oleh jasad. Jika jasad renik ditumbuhkan dalam medium yang mengandung dua macam sumber karbon yang berbeda kompleksitas molekulnya, misalnya glukosa dan laktosa, maka pertumbuhannya akan menunjukkan pola **diauksik** (Gambar 2.7). Dalam pertumbuhan diauksik, sumber karbon yang lebih mudah dimetabolisme akan digunakan terlebih dahulu. Setelah sumber karbon yang pertama habis, sel akan memasuki fase stasioner, sampai suatu ketika laju pertumbuhannya akan meningkat lagi. Dalam fase pertumbuhan yang kedua jasad renik akan menggunakan sumber karbon yang lebih kompleks.

Studi molekular telah menunjukkan bahwa pola pertumbuhan diauksik disebabkan oleh adanya proses **represi katabolit**. Represi katabolit adalah suatu mekanisme penghambatan ekspresi gen yang mengkode sintesis enzim-enzim yang digunakan untuk metabolisme suatu sumber karbon karena adanya sumber karbon lain yang lebih mudah dimetabolisme oleh jasad. Dalam contoh ini glukosa akan menghambat sintesis enzim-enzim yang digunakan untuk metabolisme laktosa karena glukosa lebih mudah dimetabolisme oleh jasad. Sintesis enzim-enzim yang digunakan untuk metabolisme laktosa baru akan terjadi jika glukosa sudah habis dikonsumsi oleh jasad. Penjelasan lebih rinci mengenai hal ini akan diberikan dalam pembahasan mengenai proses pengendalian ekspresi genetik.





**Gambar 2.7** ► Kurva pertumbuhan mikrobial dengan pola diauksik. Dalam hal ini mikrobial ditumbuhkan dalam medium yang mengandung dua macam sumber karbon yang berbeda kompleksitas strukturalnya, misalnya glukosa (monosakarida) dan laktosa (disakarida).

Pertumbuhan adalah resultan bermacam-macam faktor fisiologis dan genetik jasad. Oleh karena itu perubahan pada sistem biologis jasad akan berpengaruh terhadap laju pertumbuhannya. Studi menunjukkan bahwa ekspresi gen heterolog pada jasad renik, misalnya khamir, cenderung menurunkan laju pertumbuhan. Hal ini dapat terjadi karena sel mempunyai beban fisiologis yang lebih besar, antara lain untuk melakukan ekspresi gen heterolog tersebut, atau untuk mempertahankan keberadaan gen tersebut. Bahkan pada keadaan tertentu, ekspresi gen heterolog dapat juga menyebabkan terhentinya pertumbuhan jasad karena produk gen tersebut bersifat toksik terhadap jasad.

## Soal-soal

1. Jelaskan secara singkat perbedaan antara sel manusia dengan sel khamir *Saccharomyces cerevisiae* yang keduanya tergolong dalam kelompok eukaryot.
2. Berikan gambaran singkat mengenai komponen sel prokaryot.
3. Sel eukaryot dikatakan sudah mempunyai pembagian ruang yang jelas. Apa maksudnya?
4. Seringkali virus dianggap sebagai jasad yang merupakan batas antara sistem hidup dengan sistem mati. Apa yang dimaksud dengan hal ini?



# Bab 3

## Makromolekul dan Interaksi Molekular

### Pokok Bahasan:

- Protein
- Asam Nukleat
- Interaksi Molekular  
*Ikatan Hidrogen • Ikatan Ionik • Interaksi van der Waals • Interaksi Hidrofobik*
- Metode-metode Dasar yang Digunakan dalam Biologi Molekular  
*Penggunaan Radioisotop • Sentrifugasi • Elektroforesis*

Molekul  
berdasarkan  
ukurannya

**K**omponen sel jasad hidup terdiri atas bermacam-macam molekul. Berdasarkan atas ukurannya, secara umum molekul yang ada di dalam sel jasad hidup dibedakan atas dua kelompok, yaitu **molekul kecil** dan **makromolekul**. Molekul-molekul kecil mempunyai berat molekul kurang dari seribu, misalnya asam-asam amino (misalnya leusin), nukleotida (misalnya ATP), dan monosakarida (misalnya glukosa). Makromolekul mempunyai berat molekul yang sangat tinggi (antara  $10^4$  sampai  $10^{12}$ ), misalnya protein, asam nukleat, dan polisakarida (misalnya amilum). Salah satu makromolekul terbesar adalah kolagen yang merupakan protein yang terdapat di dalam semua jasad multiselular.

Fungsi-fungsi  
makromolekul

Makromolekul mempunyai peranan khusus dan sangat penting bagi jasad hidup. Sifat-sifat genetik jasad hidup tersimpan di dalam untaian DNA yang merupakan polimer nukleotida. Sebagian energi yang diperlukan oleh jasad hidup tersimpan di dalam molekul polisakarida. Polisakarida juga merupakan penyusun dinding sel tanaman dan jasad renik. Protein juga merupakan makromolekul yang mempunyai fungsi sangat penting, misalnya sebagai biokatalisator (enzim) reaksi-reaksi fisiologis, sebagai bagian dari sistem pengaturan ekspresi genetik (protein regulator), serta sebagai komponen penyusun sel.

Protein dan asam nukleat merupakan dua kelompok makromolekul yang mempunyai peranan sangat khusus bagi proses molekular dalam sel. Oleh karena



itu, dalam bab ini akan dibahas struktur dasar serta interaksi molekular di antara keduanya sebagai dasar untuk memahami proses molekular sel yang lebih kompleks.

## Protein



Protein merupakan polimer asam-asam amino (polipeptida) yang mempunyai bermacam-macam fungsi, antara lain:

1. **Sebagai katalisator reaksi-reaksi biokimia dalam sel.** Peranan ini dimainkan oleh molekul protein khusus yaitu enzim. Reaksi-reaksi yang dikatalisis oleh enzim berkisar dari reaksi-reaksi sederhana, misalnya hidrasi karbon dioksida, sampai reaksi kompleks, misalnya replikasi kromosom. Seperti telah disinggung dalam bab terdahulu, reaksi yang dikatalisis oleh enzim akan berjalan jauh lebih cepat daripada reaksi tanpa enzim. Enzim juga mempunyai peranan sangat penting dalam studi biologi molekular, contohnya enzim endonuklease restriksi (*restriction endonuclease*), enzim ligase, DNA polimerase, dan lain-lain.
2. **Sebagai pengangkut molekul-molekul kecil dan ion.** Telah diketahui bahwa molekul-molekul berukuran kecil, misalnya oksigen, diangkut di dalam jaringan tubuh jasad multiselular oleh protein hemoglobin atau oleh myoglobin. Sistem pengangkutan nutrien ke dalam sel jasad renik juga melibatkan protein pengangkut tertentu yang dikenal sebagai enzim permease, baik melalui mekanisme difusi berbantuan (*facilitated diffusion*) atau transpor aktif (*active transport*). Sebagai contoh, molekul karbon laktosa diangkut ke dalam sel bakteri *E. coli* menggunakan protein pengangkut tertentu yaitu enzim permease laktosa (*lactose permease*), yakni suatu enzim yang sintesisnya dikode oleh gen *lac*.
3. **Berperanan di dalam sistem pergerakan yang terkoordinasi,** misalnya dalam kontraksi otot, pergerakan kromosom menuju kutub-kutub sel selama proses mitosis, maupun pergerakan flagela bakteri.
4. **Sebagai komponen sistem kekebalan tubuh.** Sistem kekebalan tubuh ditentukan oleh adanya antibodi yang merupakan protein dengan fungsi sangat spesifik. Antibodi akan disintesis jika ada senyawa atau benda-benda asing masuk ke dalam tubuh. Antibodi berfungsi untuk mengenali benda-benda asing (antigen), misalnya sel bakteri, virus, atau sel-sel jasad hidup lain.
5. **Sebagai feromon.** Jasad eukaryot tingkat rendah, misalnya khamir *Saccharomyces cerevisiae*, menghasilkan molekul berukuran kecil yang disekresikan ke luar sel. Khamir haploid *S. cerevisiae* terdiri atas dua macam tipe *mating* yaitu tipe **a** dan tipe  **$\alpha$** . Kedua macam tipe sel khamir tersebut menghasilkan feromon berbeda yang digunakan untuk “menarik” sel dengan tipe *mating* yang berbeda sehingga akan terjadi konjugasi. Feromon yang berfungsi di dalam proses “perkawinan” antara dua sel khamir yang berbeda tipenya tersebut tidak lain juga berupa molekul protein.



6. **Sebagai pengatur ekspresi genetik.** Proses replikasi DNA, transkripsi, dan translasi yang berlangsung di dalam sel merupakan proses selular yang sangat kompleks dan diatur oleh bermacam-macam protein, baik yang berupa protein sebagai katalisator reaksi (enzim) maupun protein regulator. Ekspresi genetik pada dasarnya menentukan semua aktivitas biologis jasad hidup. Pada jasad renik, misalnya, hal ini akan menentukan apakah suatu substrat dapat dimetabolisme. Pada jasad tingkat tinggi, ekspresi genetik juga akan menentukan proses diferensiasi. Oleh karena itu peranan protein dalam metabolisme jasad hidup sangat besar dan vital.

7. **Sebagai penerus impuls saraf.** Protein reseptor, misalnya rhodopsin, merupakan contoh protein yang berperanan meneruskan stimulus tertentu ke sel saraf.

8. **Sebagai komponen pendukung kekuatan-regang (*tensile strength*) pada kulit dan tulang, misalnya kolagen.**



Protein tersusun atas satuan yang berupa asam amino. Jumlah asam amino yang umum terdapat pada jasad hidup ada 20 macam. Struktur dasar asam amino dapat dilihat pada Gambar 3.1. Satu asam amino terdiri atas satu **gugus amino**, satu **gugus karboksil**, satu **atom hidrogen**, dan satu **rantai samping** yang terikat pada atom karbon. Susunan tetrahedral keempat gugus tersebut menentukan aktivitas optik asam amino sehingga ada dua bentuk isomer yaitu L-isomer dan D-isomer. *Hanya bentuk L-isomer yang menyusun protein.* Perbedaan utama antara satu asam amino dengan yang lainnya terletak pada gugus sampingnya. Asam amino yang paling sederhana strukturnya adalah glisin yang hanya mempunyai satu atom hidrogen pada gugus sampingnya. Prolin adalah asam amino yang struktur dasarnya berbeda dari asam amino yang lain karena atom N-nya ada dalam struktur cincin, sehingga prolin lebih sesuai dinamakan **asam imino**. Struktur prolin yang demikian menyebabkan terjadinya bengkokan pada struktur protein sehingga mempengaruhi arsitektur protein.

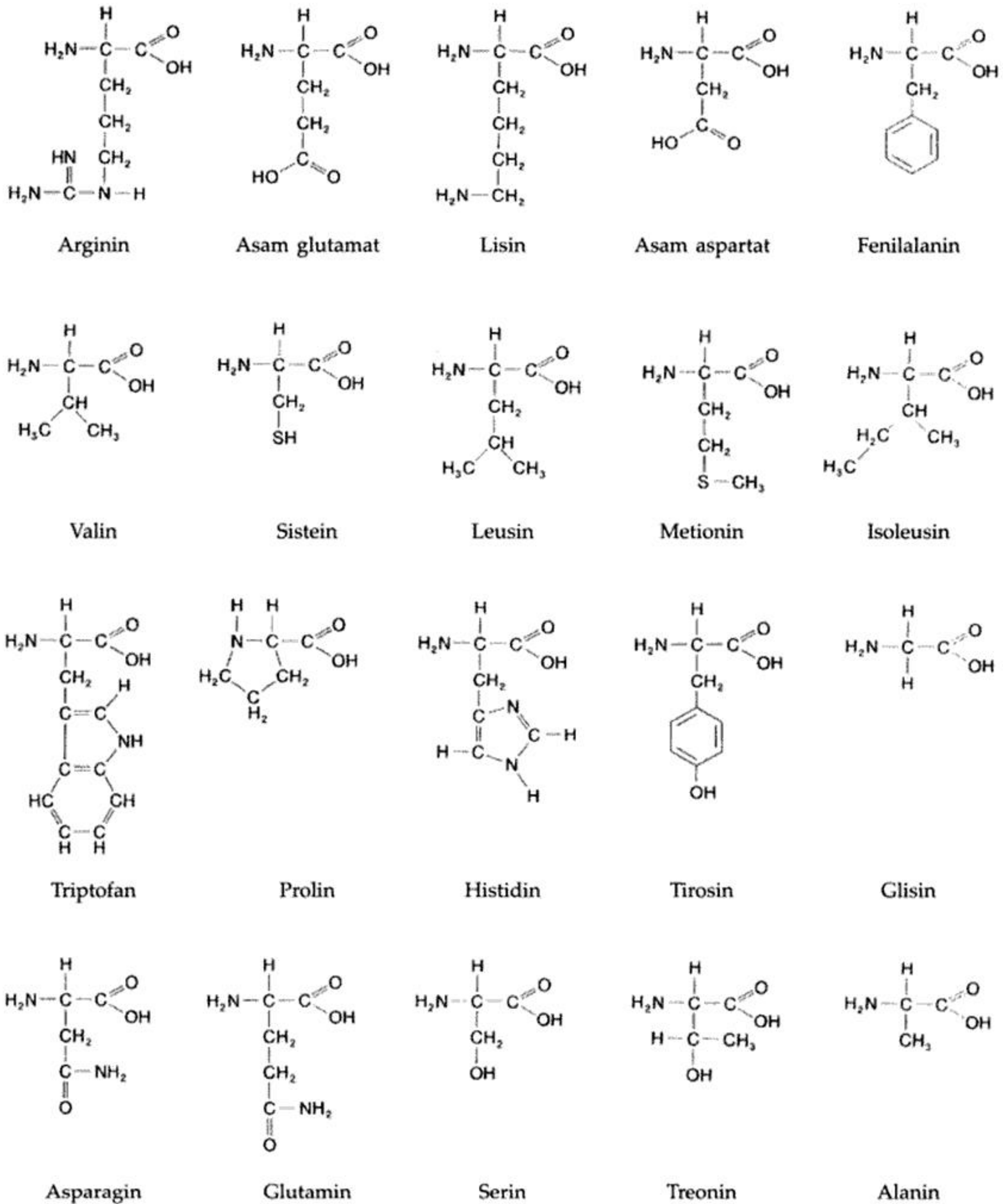


Rantai samping asam amino dapat dibedakan atas: (1) **polar, bermuatan negatif** (aspartat, asam glutamat), (2) **polar, bermuatan positif** (arginin, histidin, lisin), (3) **polar, tidak bermuatan** (asparagin, glutamin, serin, dan treonin), (4) **nonpolar/hidrofobik** (alanin, sistein, isoleusin, leusin, metionin, fenilalanin, prolin, triptofan, tirosin, dan valin), (5) **netral** (glisin). Kedua puluh macam asam amino beserta singkatannya dapat dilihat pada Tabel 3.1.



Struktur protein dapat dibedakan dalam empat aras (*level*). **Struktur primer** menyatakan susunan linear asam-asam amino sepanjang rantai polipeptida. **Struktur sekunder** menggambarkan pola pelipatan (*folding*) bagian-bagian polipeptida ke dalam struktur yang teratur, misalnya heliks dan lembaran terlipat- $\beta$  ( $\beta$ -pleated sheet). **Struktur tersier** menggambarkan pelipatan bagian-bagian antara heliks- $\alpha$  dan lembaran- $\beta$  serta semua interaksi nonkovalen yang menyebabkan terjadinya pelipatan yang sesuai pada suatu rantai polipeptida. Interaksi nonkovalen tersebut antara lain ikatan hidrogen, ikatan hidrofobik, dan





Gambar 3.1 ► Struktur dasar asam-asam amino.

interaksi van der Waals. Aras struktur keempat, yaitu **struktur kuaterner**, menunjukkan interaksi nonkovalen yang mengikat beberapa rantai polipeptida ke dalam satu molekul tunggal protein, misalnya hemoglobin.



*image  
not  
available*

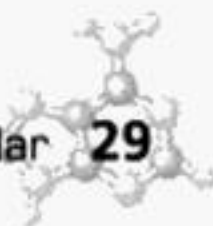


*image  
not  
available*



*image  
not  
available*





3. Sebutkan fungsi-fungsi utama protein.

*Jawaban:*  
Fungsi utama protein antara lain adalah: (1) katalisator reaksi dalam sel, (2) pengangkut molekul kecil dan ion, (3) berperanan dalam sistem pergerakan yang terkoordinasi, (4) bagian sistem kekebalan tubuh, (5) sebagai feromon, (6) sebagai pengatur ekspresi genetik, (7) penerus impuls saraf, dan (8) pendukung kekuatan regang.

4. Sebutkan komponen penyusun asam nukleat.

*Jawaban:*  
Asam nukleat tersusun atas: (1) gugus gula pentosa, (2) cincin basa purin atau pirimidin, dan (3) gugus fosfat.

Tabel 3.2 ► Penamaan asam nukleat.

Basa	Nukleosida	Nukleotida
Purin		
Adenine (A)	Adenosin (rA) <sup>1</sup>	Asam adenilat, atau adenosin monofosfat (AMP)
	Deoksiadenosin (dA) <sup>2</sup>	Asam deoksiadenilat, atau deoksiadenosin monofosfat (dAMP)
Guanine (G)	Guanosin <sup>3</sup> (rG)	Asam guanilat, atau guanosin monofosfat (GMP)
	Deoksiguanosin (dG)	Asam deoksiguaniat, atau deoksiguanosin monofosfat (dGMP)
Pirimidin		
Cytosine (C)	Sitidin (rC)	Asam sitidilat, atau sitidin monofosfat (CMP)
	Deoksisitidin (dC)	Asam deoksisitidilat, atau deoksisitidin monofosfat (dCMP)
Thymine (T)	Timidin <sup>4</sup> (dT)	Asam timidilat, atau timidin monofosfat (TMP)
Uracil (C)	Uridin (rU)	Asam uridilat, atau uridin monofosfat (UMP)

**Keterangan:**  
<sup>1</sup> ribo: menyatakan basa RNA  
<sup>2</sup> d: deoksiribo, menyatakan basa DNA  
<sup>3</sup> Guanosin berbeda dari guanidin (bukan basa asam nukleat)  
<sup>4</sup> Timidin (*thymidine*) adalah bentuk deoksi. Bentuk ribo tidak ada dalam asam nukleat.  
<sup>5</sup> Uridin adalah bentuk ribo, deoksiuridin umumnya tidak ada.



*image  
not  
available*




*image  
not  
available*



*image  
not  
available*






### Metode untuk mendeteksi radioaktivitas

1. Dengan prinsip **autoradiografi**, misalnya pada penentuan urutan basa DNA. Hasil reaksi penentuan urutan basa DNA kemudian dielektroforesis pada gel poliakrilamid. Selebar film sinar X kemudian diletakkan di atas gel poliakrilamid tersebut sehingga radioaktivitas yang memancar dari gel akan mengenai film dan akan membentuk citra sesuai dengan pola urutan fragmen-fragmen polinukleotida pada gel. Setelah film tersebut diproses maka akan tampak pita-pita pada film yang menggambarkan urutan basa DNA.

2. Radioaktivitas dapat juga diukur dengan **menggunakan alat** yang disebut *Geiger-Muller counter*, atau dengan *scintillation counter* (*solid* atau *liquid*). *Geiger-Muller counter* digunakan terutama untuk mendeteksi isotop yang memancarkan partikel  $\beta$  berenergi tinggi, misalnya  $^{32}\text{P}$ ,  $^{24}\text{Na}$ . *Solid scintillation counter* digunakan untuk mendeteksi isotop yang memancarkan sinar gamma, sedangkan *liquid scintillation counter* digunakan untuk mendeteksi isotop yang memancarkan partikel  $\beta$  berenergi rendah.

Jika metode yang digunakan adalah autoradiografi, maka besarnya energi yang dihasilkan dalam proses peluruhan bahan radioaktif tersebut harus diper-timbangkan. Besarnya energi tersebut akan mempengaruhi kemudahan dalam melokalisasi tempat terjadinya penggabungan bahan radioaktif di dalam sel. Sebagai contoh, partikel  $\beta$  yang dipancarkan oleh  $^{32}\text{P}$  sangat kuat sehingga citra yang ditimbulkan pada film panjangnya kurang-lebih 3 mm. Citra sepanjang ini jauh lebih panjang daripada diameter satu sel sehingga akan menimbulkan kesulitan dalam menentukan lokasi partikel yang tepat di dalam sel yang memancarkan radioaktivitas tersebut. Untuk menentukan lokasi atau struktur dalam sel yang memancarkan radioaktivitas secara lebih tepat biasanya digunakan isotop H. Dengan isotop ini citra yang ditimbulkan hanya sepanjang 0,47 mm. Dengan demikian, struktur di dalam sel yang dilabel dengan  $^3\text{H}$  dapat ditentukan dengan ketepatan sekitar 0,5 sampai 1 mm, atau kurang lebih seperlima diameter inti sel mamalia.

### Sentrifugasi



### Fungsi dan prinsip sentrifugasi

Sentrifugasi merupakan salah satu metode dasar yang sangat penting dalam studi biologi sel maupun biologi molekular. Sentrifugasi tidak hanya dapat dipergunakan untuk memisahkan sel atau organel subselular, melainkan juga digunakan untuk pemisahan molekular. Prinsip sentrifugasi didasarkan atas fenomena bahwa partikel yang tersuspensi di dalam suatu wadah (tabung atau bentuk-bentuk lain) akan mengendap ke dasar wadah karena pengaruh gravitasi. Laju pengendapan tersebut dapat ditingkatkan dengan cara meningkatkan pengaruh gravitasional terhadap partikel. Hal ini dapat dilakukan dengan menempatkan tabung berisi suspensi partikel ke dalam rotor suatu mesin sentrifugasi kemudian diputar dengan kecepatan tinggi.

Jika gaya  $F$  diterapkan pada suatu partikel dengan massa  $m$ , maka partikel akan dipercepat dengan arah linear sehingga:

$$F = m a$$



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*





sampel. Pengecatan protein dapat juga dilakukan dengan larutan perak nitrat yang lebih sensitif dibanding dengan *coomassie blue*.

Selain penggunaan radioisotop, teknik sentrifugasi dan elektroforesis, studi biologi molekular juga melibatkan teknik-teknik analisis yang lain, misalnya penggunaan mikroskop elektron dan teknik *blotting*. Mikroskop elektron digunakan terutama untuk analisis struktur fisik DNA, misalnya untuk mengamati struktur supercoil, atau untuk mengetahui posisi relatif intron pada suatu gen setelah dilakukan hibridisasi RNA-DNA. Teknik *blotting* adalah teknik pemindahan molekul DNA, RNA, atau protein dari gel ke suatu membran, misalnya nitro-selulosa. Molekul DNA, RNA, atau protein yang berada pada membran tersebut kemudian dianalisis lebih lanjut, misalnya dengan metode hibridisasi atau dengan antibodi.

## Soal-soal

1. Jelaskan apa yang dimaksud dengan struktur primer, sekunder, tersier, dan kuaterner suatu protein.
2. Jelaskan perbedaan fungsi biologis asam nukleat dengan asam amino.
3. Sebutkan dan jelaskan secara singkat beberapa teknik atau metode untuk melakukan analisis biologi molekular.



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*



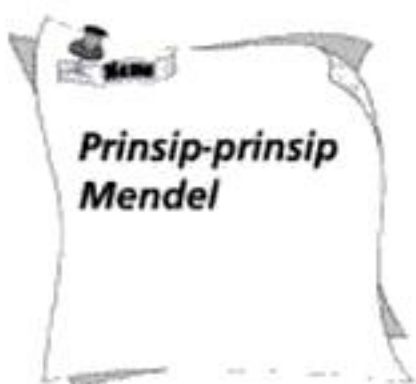
Meskipun ada sistem notasi yang spesifik untuk membedakan alel dominan atau resesif, namun sifat dominan atau resesif hanya dapat diketahui jika alel tersebut berpasangan, misalnya karena disilangkan. Misalkan alel-alel  $LEU2^+$ ,  $leu2-12$ ,  $leu2-52$  memberikan produk gen berturut-turut sebesar 100%, 50%, dan 10%. Alel  $leu2-12$  dapat dianggap resesif jika berpasangan dengan alel  $LEU2^+$  ( $leu2-12/LEU2^+$ ) karena produk dari alel  $LEU2^+$  adalah 100% sedangkan produk alel  $leu2-12$  hanya 50%. Sebaliknya, alel  $leu2-12$  dapat dianggap dominan jika berpasangan dengan alel  $leu2-52$ , ( $leu2-12/leu2-52$ ) karena produk  $leu2-12$  adalah sebesar 50% sedangkan produk alel  $leu2-52$  hanya 10%.

Lokus pada eukaryot dibedakan satu sama lain dengan angka (misalnya  $LEU2$ ). Akan tetapi ada pengecualian, yaitu kelompokan gen (*gene cluster*), grup komplementasi, atau domain suatu gen yang mempunyai sifat berbeda, dibedakan dengan menambahkan huruf kapital di belakang nomor lokus. Sebagai contoh,  $HIS4A$ ,  $HIS4B$ ,  $HIS4C$  menunjukkan tiga daerah pada lokus  $HIS4$  yang mengkode tiga domain pada satu rantai polipeptida tunggal yang menentukan tiga langkah aktivitas enzimatis yang berbeda. Pada khamir *Saccharomyces cerevisiae*, alel yang menunjukkan lokus tipe-kawin (*mating type*) juga diberi simbol dengan huruf, bukan angka, misalnya  $MAT\alpha$ , dan  $MATa$ . Grup komplementasi lokus  $MAT\alpha$  ditulis:  $MAT\alpha 1$ , dan  $MAT\alpha 2$ .

Agak berlainan dari notasi pada prokaryot, sifat ketahanan atau kepekaan terhadap antibiotik pada eukaryot diberi tambahan simbol **R** (ketahanan) atau **S** (kepekaan) yang biasanya ditulis sebagai huruf kecil di atas. Misalnya, gen yang menentukan ketahanan atau kepekaan terhadap antibiotik kanavanin sulfat (*can 1*) ditulis:  $can^S 1$ ,  $CAN^R 1$ .

Selain dari apa yang sudah dijelaskan di atas, ada notasi khusus yaitu untuk menyatakan delesi (diberi simbol  $\Delta$ ), dan penyisipan (*insertion*) yang diberi simbol  $::$  (*double colon*). Sebagai contoh,  $his3-\Delta 1$  (delesi pada gen *his3*),  $cyc1::URA3$  (penyisipan gen *URA3* pada gen *cyc1*; pada keadaan ini gen *URA3* bersifat dominan sedangkan gen *cyc1* bersifat resesif atau rusak).

## Analisis Genetik



Dalam sejarah perkembangan ilmu genetika, Gregor Mendel dikenal sebagai orang pertama yang memperkenalkan suatu sistem sederhana untuk menganalisis sifat-sifat genetik suatu jasad hidup. Prinsip yang digunakan oleh Mendel cukup sederhana yaitu dengan membuat persilangan antarbunga *Pisum sativum* yang mempunyai fenotipe berbeda-beda. Warna bunga dan kenampakan biji yang muncul dari hasil persilangan tersebut kemudian dijadikan dasar untuk melakukan analisis matematik. Melalui eksperimen yang dilakukannya, Mendel kemudian mengajukan konsep mengenai prinsip segregasi. Prinsip ini pada dasarnya mengatakan bahwa hanya satu alel dari suatu gen yang diturunkan dari sel induk ke sel keturunannya. Prinsip kedua yang dikemukakan oleh Mendel adalah prinsip pemisahan dan pengelompokan secara bebas (*independent assortment*). Prinsip



*image  
not  
available*



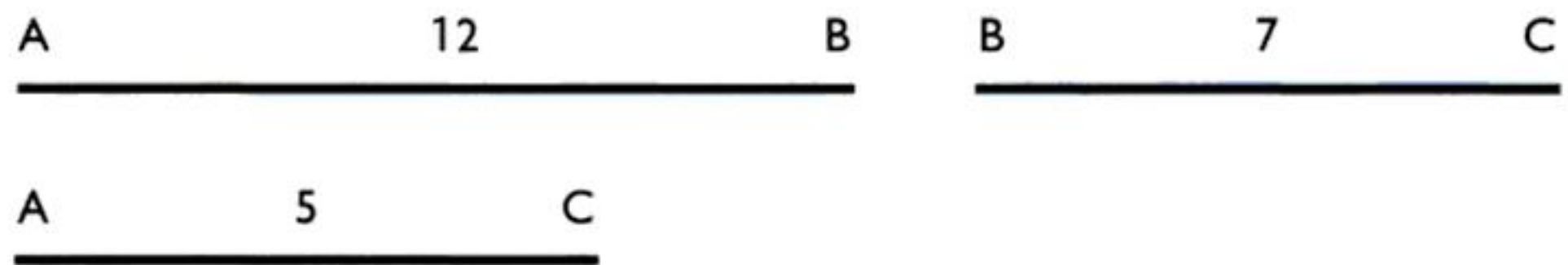
*image  
not  
available*



*image  
not  
available*

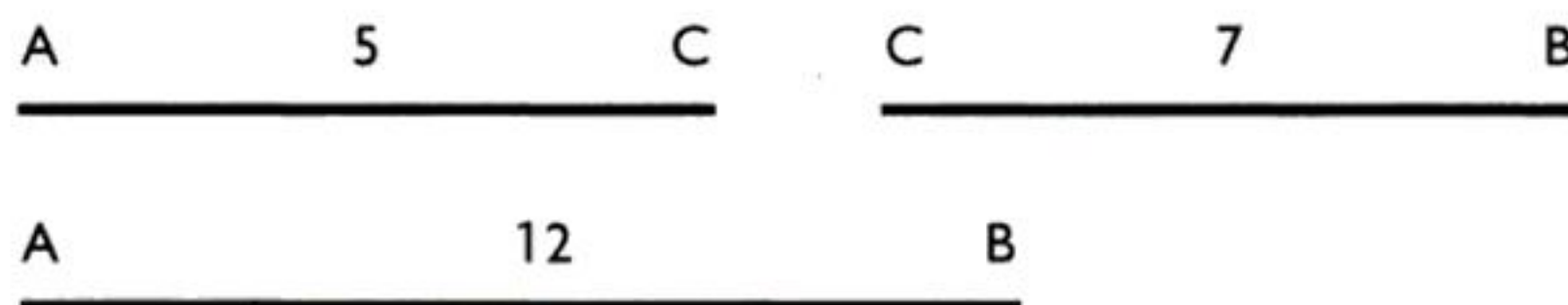


Kemungkinan 2: Gen B terletak di tengah



Oleh karena jarak A-C sebenarnya adalah 5, maka kemungkinan B terletak di tengah tidak dapat diterima.

Kemungkinan 3: Gen C terletak di tengah



Jarak antara A-B sesuai dengan keadaan sebenarnya sehingga kemungkinan ini dapat diterima. Oleh karena itu urutan gen-nya adalah A-C-B.

Pemetaan gen dengan prinsip seperti dijelaskan di atas dapat dilakukan dengan persilangan antara jasad-jasad yang mempunyai genotipe berbeda. Persilangan dilakukan beberapa kali dengan menggunakan acuan dua gen sebagai penanda (*marker genes*) hasil persilangannya, misalnya antara A dan B, A dan C, serta B dan C. Dengan melihat hasil persilangannya akan dapat dihitung frekuensi rekombinasi antara gen-gen penanda tersebut. Mengingat frekuensi rekombinasi bersifat proporsional terhadap jarak relatif antargen maka urutan gen-gen dengan prinsip seperti di atas dapat ditentukan. Meskipun prinsip di atas dapat digunakan untuk menentukan *jarak relatif* antargen, namun *jarak fisik* sesungguhnya antargen tidak mempunyai keterkaitan langsung dengan jarak antargen yang ditentukan berdasarkan atas frekuensi rekombinasinya. Sebaliknya, urutan linear gen yang satu dengan gen lain yang ditentukan dengan prinsip pemetaan genetik seperti di atas akan identik dengan peta fisik (*physical map*) sesungguhnya.

## Pemetaan Delesi

Prinsip rekombinasi genetik dapat juga digunakan untuk memetakan mutasi delesi yang terjadi pada suatu jasad. Hal ini dapat dilakukan dengan melakukan persilangan antara suatu mutan yang (diduga) mempunyai delesi dengan mutan lain yang mengalami mutasi titik (*point mutation*). Hasil persilangan kedua mutan tersebut tidak akan menghasilkan keturunan yang bersifat alami (*wild type*) jika delesi yang terjadi mencakup bagian gen yang mengalami mutasi titik. Untuk lebih jelasnya dapat dilihat pada Gambar 4.1.



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*



# Bab 5

## Struktur DNA

### Pokok Bahasan:

- DNA sebagai Bahan Genetik
- Variasi Komposisi Basa DNA
- Bentuk dan Struktur Fisik DNA  
*DNA Tipe Z (Putar-Kiri)*
- Ukuran Molekul DNA pada Beberapa Jasad Hidup
- Faktor-faktor yang Menentukan Struktur DNA  
*Tumpukan-Basa • Ikatan Hidrogen*
- Denaturasi DNA  
*Aspek Fisiologis Denaturasi DNA*
- Renaturasi DNA  
*Persyaratan untuk Proses Renaturasi*
- Topologi DNA
- Kandungan DNA dan Kapasitas Genetik
- Enzim yang Dapat Mendepolimerisasi DNA

## DNA sebagai Bahan Genetik



### Studi-studi asam nukleat

Studi mengenai eksistensi asam nukleat pertama kali dilakukan oleh Friedrich Miescher dari Jerman yang mengisolasi inti dari sel darah putih pada tahun 1869. Miescher menemukan bahwa di dalam inti sel tersebut terdapat senyawa yang mengandung fosfat yang kemudian dinamakan **nuklein**. Selanjutnya pada akhir abad ke-19 telah berhasil dilakukan pemisahan antara DNA (*deoxyribonucleic acid*) dan RNA (*ribonucleic acid*) dari protein-protein yang melekatkan molekul asam nukleat tersebut pada sel. Pada awal tahun 1930-an, P. Levene, W. Jacobs, dan kawan-kawan menunjukkan bahwa RNA tersusun atas satu gugus gula ribosa dan empat basa yang mengandung nitrogen, sementara DNA tersusun atas gugus gula yang berbeda yaitu deoksiribosa.



### Eksperimen Griffith

Pembuktian bahwa DNA merupakan bahan genetik pertama kali dilakukan oleh Frederick Griffith pada tahun 1928 yaitu dengan eksperimen **transformasi** pada bakteri *Streptococcus pneumoniae*. Bakteri *S. pneumoniae* tipe alami mempunyai bentuk sel bulat (sferis) yang diselubungi oleh senyawa berlendir yang disebut **kapsula**. Sel-sel tipe alami akan membentuk koloni mengilat yang dikenal sebagai koloni halus (*smooth*, S). Sel tipe alami semacam ini bersifat **virulen**, yang



*image  
not  
available*

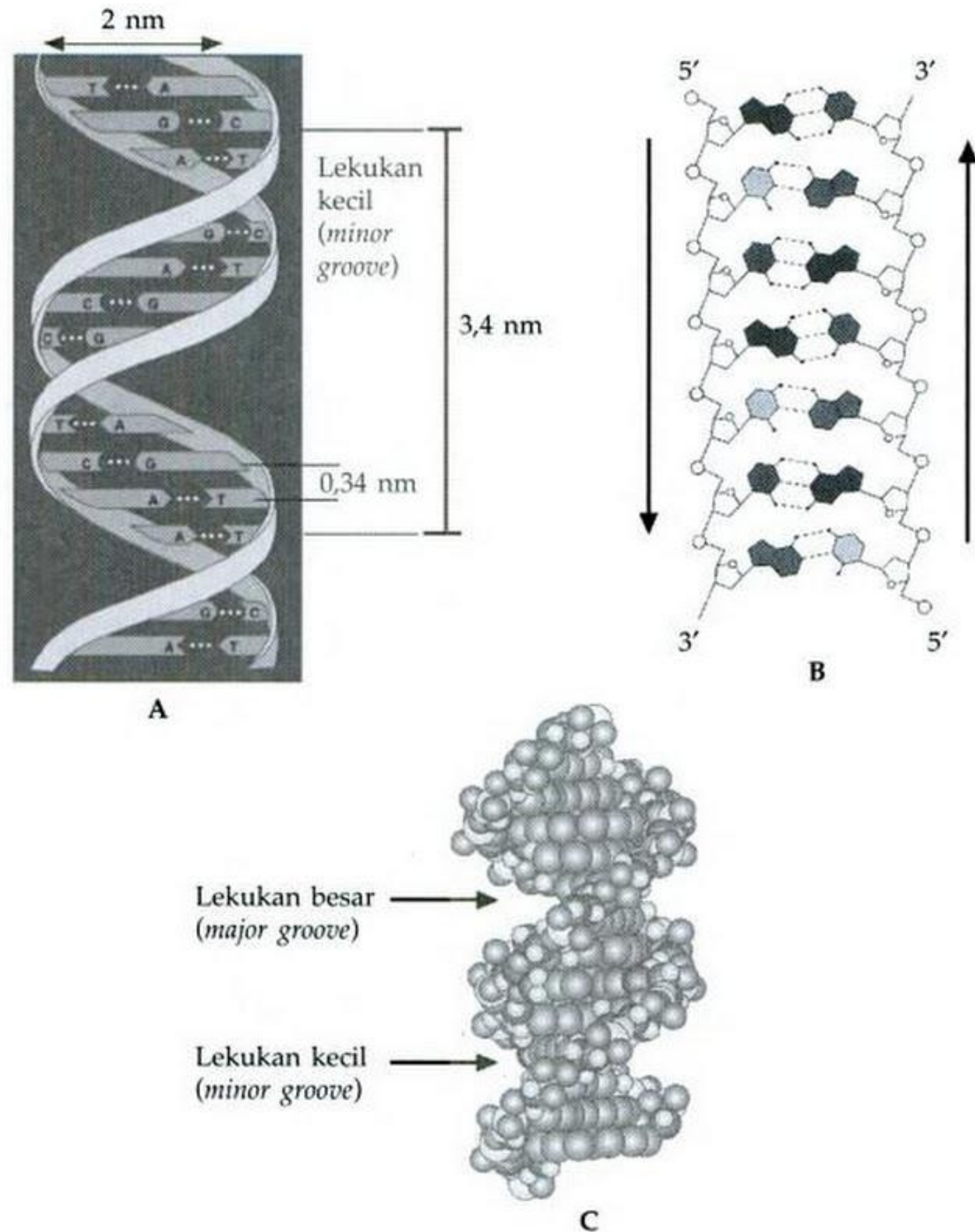


*image  
not  
available*



*image  
not  
available*





**Gambar 5.2** Struktur untai DNA heliks ganda (*double helix*). Panel A menggambarkan struktur heliks dan posisi basa nukleotida. Satu putaran heliks mempunyai panjang 34 angstrom (3,4 nm) dan terdiri atas sepuluh pasangan basa. Panel B menggambarkan struktur DNA secara lebih rinci. Tanda panah menunjukkan orientasi masing-masing untai DNA yang pada hakekatnya menggambarkan arah sintesis molekul DNA. Panel C menggambarkan model tiga dimensi struktur DNA. Pada model semacam ini dapat dilihat adanya lekukan (*groove*) pada struktur DNA.

+ [T]) tidak sama antara jasad satu dengan jasad yang lain yaitu bervariasi dari 0,37 sampai 3,16. Pada jasad hidup tingkat tinggi nilai kandungan G + C sekitar 0,50 sedangkan pada jasad tingkat rendah variasinya cukup lebar yaitu 0,27 pada genus *Clostridium* sampai 0,72 pada *Micrococcus lysodeikticus*, sementara pada *E. coli* kandungan G + C adalah 0,50. Semakin tinggi nilai kandungan G + C maka semakin sukar molekul untai-ganda DNA tersebut dipisahkan. Oleh karena itu jasad-jasad hidup termofilik (jasad yang mampu tumbuh pada suhu tinggi) memiliki kecenderungan mempunyai kandungan G + C yang tinggi. Tabel 5.1 memberikan gambaran komposisi DNA yang ada pada beberapa macam jasad hidup.



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*



*image  
not  
available*



3. Suatu virus mempunyai bahan genetik berupa DNA untai-ganda yang berukuran 100.500 pasangan basa (bp). Hitunglah: (a) jumlah putaran heliks yang ada pada DNA tersebut, (b) jumlah DNA tersebut dalam mikron jika 1 mikron = 10 angstrom, (c) berat molekul DNA tersebut.

Jawaban:

- a. Satu putaran heliks meliputi 10,5 bp. Dengan demikian banyaknya putaran heliks pada DNA tersebut adalah

$$100.500 \text{ bp} \times 1 \text{ putaran heliks}/10,5 \text{ bp} = 9.571 \text{ putaran heliks}$$

- b. Jarak antarpasangan basa adalah 3,4 angstrom, atau  $3,4 \times 10^{-4} \text{ mm}$  sepanjang aksis heliks. Dengan demikian panjang DNA adalah

$$100.500 \text{ bp} \times 3,4 \times 10^{-4} \text{ mm/bp} = 34,17 \text{ mm}$$

- c. Satu pasangan DNA mempunyai berat molekul 660 dalton (D), sehingga berat molekul DNA tersebut adalah

$$100.500 \text{ bp} \times 660 \text{ D/bp} = 6,6 \times 10^7 \text{ D} = 6,6 \times 10^4 \text{ kD}$$

## Ukuran Molekul DNA pada Beberapa Jasad Hidup

Ukuran molekul DNA bervariasi antara jasad yang satu dengan lainnya. Pada jasad prokaryot variasinya tidak sebesar pada virus dan bakteriofag. Bahan genetik pada prokaryot dan virus pada umumnya berupa satu molekul tunggal DNA (kecuali virus tertentu yang bahan genetiknya RNA). Sebaliknya, bahan genetik pada eukaryot berupa beberapa molekul kromosom yang masing-masing berupa molekul DNA berukuran besar. Ukuran DNA pada jasad eukaryot, terutama eukaryot tingkat tinggi, belum diketahui secara pasti karena kompleksitasnya. Ukuran molekul DNA pada beberapa bakteriofag, misalnya bakteriofag  $\lambda$ , telah diketahui secara pasti bahkan urutan basa DNA-nya pun telah diketahui secara akurat. Pada bulan April 2003, sebuah konsorsium yang menangani proyek pemetaan genom manusia (*Human Genome Project*) menyatakan bahwa penentuan urutan DNA pada genom manusia secara prinsip sudah selesai meskipun jumlah gen sesungguhnya sampai buku ini ditulis (2006) belum diketahui secara pasti. Diperkirakan terdapat sekitar 20.000 sampai 25.000 gen di dalam genom manusia. Genom beberapa jasad lain juga sudah ditentukan, misalnya bakteri *Escherichia coli* dan khamir *Saccharomyces cerevisiae*. Pada Tabel 5.3 disajikan ukuran beberapa molekul DNA pada jasad hidup.

## Faktor-faktor yang Menentukan Struktur DNA

Seperti telah dijelaskan di depan, molekul DNA mempunyai struktur yang tertentu yaitu dalam bentuk molekul beruntai-ganda. Meskipun pada umumnya genom jasad hidup tersusun oleh molekul DNA tipe B, namun struktur DNA bersifat fleksibel. Perubahan pada struktur DNA dalam keadaan *in vivo* berkaitan erat





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

dapat dibuktikan dengan mengukur suhu yang diperlukan untuk memisahkan untai DNA (suhu denaturasi) dengan adanya senyawa seperti misalnya urea dan *formamide*. Kedua senyawa tersebut mampu membentuk ikatan hidrogen dengan basa-basa DNA.

## Denaturasi DNA

Untai-ganda molekul DNA dapat dipisahkan dengan perlakuan suhu maupun senyawa alkali sehingga konformasinya berubah dan dapat menjadi hampir acak. Makromolekul yang berada dalam konformasi hampir acak dikatakan berada dalam keadaan **denaturasi** (*melting*). Sebaliknya, keadaan teratur suatu molekul disebut sebagai keadaan **alami** (*native*). Jika molekul DNA untai-ganda dipanaskan atau diperlakukan dengan alkali, ikatan hidrogen yang membentuk struktur untai-ganda akan mengalami kerusakan sehingga molekul DNA akan berubah menjadi molekul untai-tunggal (*single-stranded*). Tingkat denaturasi DNA tergantung pada tingginya suhu. Perubahan tingkat denaturasi DNA dapat diikuti dengan memperlakukan DNA pada suhu yang bertingkat, kemudian diukur absorbansinya ( $A$ ) pada  $\lambda_{260}$ . Perlu diketahui bahwa basa-basa asam nukleat menyerap dengan kuat cahaya pada  $\lambda_{260}$ . Kurva hubungan antara peningkatan suhu dengan nilai  $A_{260}$  menunjukkan perubahan tingkat denaturasi DNA. Banyaknya cahaya yang dapat diserap oleh molekul DNA tergantung pada struktur molekulnya. Semakin teratur molekulnya maka semakin sedikit cahaya yang dapat diserap. Oleh karena itu, nukleotida bebas menyerap cahaya lebih besar daripada molekul DNA untai-tunggal atau RNA. Nilai serapan cahaya oleh molekul DNA dengan struktur yang berbeda tetapi dengan konsentrasi yang sama (50 mg/ml) adalah sebagai berikut:

DNA untai-ganda	$A_{260}$	= 1,0
DNA untai-tunggal	$A_{260}$	= 1,37
Nukleotida bebas	$A_{260}$	= 1,60



Perlu diketahui bahwa molekul DNA menyerap cahaya 40% lebih sedikit dibandingkan dengan campuran nukleotida bebas yang mempunyai komposisi sama dengan molekul DNA tersebut. Fenomena semacam ini disebut efek **hipokromik** yang disebabkan oleh adanya interaksi antara elektron-elektron pada basa nukleotida yang tersusun dalam bentuk untai-ganda yang sejajar. Pergeseran dari susunan semacam ini menyebabkan peningkatan serapan cahaya. Semakin besar pergeseran struktur tersebut maka semakin besar pula nilai serapan cahaya sehingga menimbulkan efek **hiperkromik**. Oleh karena itu, proses denaturasi DNA dapat diikuti dengan mengukur nilai serapan cahaya pada molekul DNA yang dipanaskan secara bertahap. Semakin tinggi tingkat denaturasinya maka semakin besar efek hiperkromiknya. Pola umum proses denaturasi DNA ditunjukkan pada Gambar 5.4.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.





# Indeks

## A

$\alpha$ -amanitin 177  
adenine 51  
aktivator 153, 202  
Alan Weiner 176  
Alexander Rich 55  
Alfred Heil 145  
aminoasil tRNA 212  
aminoasil tRNA sintetase 212  
anabolik [14](#)  
analisis genetik konvensional 46  
analisis makromolekul 32  
antibodi 239  
antibodi fluoresen 55  
antigen 239  
antigen T 117  
antikodon 215  
antiparalel 52  
aporepresor 161  
aras pengendalian ekspresi 198  
ARS (*autonomously replicating sequence*) 117  
Arthur Pardee 156  
asam imino [24](#)  
asam nukleat 26  
Astbury, William [1](#)  
atom aseptor 30  
atom donor 30  
atom hidrogen [24](#)  
*attenuator* 139, 161  
auksotrof [19](#)  
autoradiografi [33](#), 104, 105  
autoregulasi 164  
autosom 83  
Avery, Oswald 50

## B

$\beta$ -barrel 200  
 $\beta$ -galaktosidase 157  
badan Golgi [11](#)

bagian struktural 134  
bahan genetik [9](#)  
bakteri Gram-negatif [9](#)  
bakteri Gram-positif [9](#)  
bakteriofag 89, 90, 124  
bakteriofag  $\phi$ X174 91  
bakteriofag G4 109  
bakteriofag lisogenik 231  
bakteriofag M13 109  
bakteriofag Mu 246, 252  
bakteriofag T2 50  
Barbara McClintock 254  
batang 69  
Beadle, George W. 140  
benang gelendong 82  
Benne, Rob 195  
Benoist, Christophe 171  
bentuk sel bakteri [10](#)  
beta laktamase 250  
Biessmann, Harald 257  
biokatalis [16](#)  
biologi molekular [1](#), [4](#)  
biologi struktural sel [4](#)  
*breathing* 63  
Brewer, Bonita 117, 118  
Burgess 145  
bZIP 200, 201

## C

C value 71  
C value paradox 72  
cakupan biologi molekular [5](#)  
Cairns, John 102  
Callan 104  
cAMP 159  
Cap 187, 194  
CAP (*catabolite activator protein*) 159  
Carbon 117



cat Giemsa 83  
centimorgan 44  
Chambon, Pierre 171  
Chargaff, Erwin 51  
Charles Radding 229  
Chase, Martha 50  
Christophe Benoist 171  
cincin purin atau pirimidin 26  
*cis-splicing* 192  
Colin Macleod 50  
*coomassie blue* 36  
Cozzarelli, Nicholas 121  
Crick, Francis 38, 54, 94, 22  
*cryptogene* 195  
*cytosine* 51

## D

*D-loop* 229  
daerah konstan 240, 241  
daerah pengatur 140  
daerah variabel 240  
Daniel Nathans 117  
delesi 45  
denaturasi 60, 61, 62, 63  
diameter untaian DNA 51  
difasik 235  
dihidrofolat reduktase 85  
dikroisme sirkular 58  
dinding sel 9  
diploid 39  
disgenesis hibrid 256  
dispersi rotatori optik 58  
DNA 49  
*DNA bending* 160  
DNA cetakan 167  
DNA  $\phi$ X174 109  
DNA girase 70, 107  
DNA helikase 99  
DNA ligase 17, 74, 99, 102, 116  
DNA penghubung 78, 81  
DNA polimerase 101, 113, 130, 167  
DNA satelit 69  
*DNA sequencing* 32, 36  
DNA tipe Z 55  
DNA topoisomerase 70  
DNA untai-ganda 59, 76  
DNA vektor 47  
DNase 72  
doktrin sel 7  
domain 86

domain dimerisasi 201  
domain pengikat DNA 200  
domain yang mengaktifkan transkripsi 200  
*double strand break* 236  
*downstream elements* 174  
duplikasi sisi target 247  
dwikutub sementara 31

## E

Edward L. Tatum 140  
efek hiperkromik 60  
efek hipokromik 60  
efek stabilisasi struktur 59  
efisiensi selular 153  
ekson 78, 84, 86, 141, 168, 174  
eksonuklease 72  
eksperimen Griffith 50  
ekspresi genetik 197  
ekspresi konstitutif 79  
*electrostatic repulsion* 64  
elektroforesis 35, 105  
elemen antara 176  
elemen penyisip 246, 247  
elemen promotor inti 138, 140  
elemen Tn3 246, 250  
elemen UP 138  
elemen yang menyerupai retrovirus 245, 254  
Elisabetta Ullu 176  
Elizabeth Gyurasits 104  
endonuklease 72  
endonuklease restriksi 72, 74  
endospora 10  
*enhancer* 139, 172  
enhanson 173  
enzim 16, 17  
enzim anabolik 160  
enzim DNA polimerase yang dikendalikan oleh RNA 129  
enzim endonuklease restriksi 17, 72  
enzim katabolik 160  
enzim RNA polimerase yang dikendalikan oleh RNA 126  
Erwin Chargaff 51  
eukaryot 2, 3, 8  
eukromatin 83  
*exon splicing* 86

## F

fagosit 240  
faktor VIII 257  
faktor inisiasi 212  
faktor pemanjangan 215, 216



faktor transkripsi 180, 206  
 faktor transkripsi TFIII 185  
 faktor transkripsi umum 199  
 fakultatif 83  
 famili gen 87  
 Fangman, Walton 117, 118  
 Farnham, Peggy 148  
 fase kematian [20](#)  
 fase lag (fase adaptasi) [19](#)  
 fase logaritmik (fase eksponensial) [19](#)  
 fase pasca-transkripsi 187  
 fase pertumbuhan stasioner [19](#)  
 fase transisi 62  
 fenotipe 39  
 fisiologi sel [4](#)  
 fragmen Okazaki 99, 101, 113, 115  
 Francis Crick 38, 54, 94, 222  
 François Jacob 156  
 Franklin Stahl 94, 95  
 Frederick Griffith [49](#)  
 frekuensi rekombinasi 44  
 Friedrich Miescher [49](#)  
 Furuichi, Yasuhiro 194

## G

garpu replikasi 96  
 Geiger-Muller counter [33](#)  
 gelembung replikasi 102  
 gelembung transkripsi 145  
 gelembung untai-tunggal 63  
 gen 75  
 gen GAL 203  
 gen homeotik 88, 170  
 gen *house-keeping* 170  
 gen Hox 88  
 gen independen 79  
 gen kelas 168, 169, 170, 175  
 gen kelas I 84, 202  
 gen kelas II 84, 174, 203  
 gen kelas III 84, 176, 205  
 gen regulator [153](#)  
*genetic code redundancy (degeneracy)* 221  
 genom 75  
 genom eukaryot 80  
 genom prokaryot 78  
 genotipe 39  
 George W. Beadle 140  
 girase 110  
 glikosilasi 223  
 glukosa 159  
 gM 240

Gram-negatif [9](#)  
 Gram-positif [9](#)  
 Gregor Mendel [41](#)  
 Griffith, Frederick [49](#)  
*guanine* 51  
 gugus amino [24](#)  
 gugus fosfat 28  
 gugus karboksil [24](#)  
*guide* RNA (gRNA) 195  
 Gyurasits, Elizabeth 104

## H

haploid 39  
 Harald Biessmann 257  
 helikase 105, 110, 113  
 Heil, Alfred 145  
*helix destabilising protein* 63  
 hemasitometer [19](#)  
 Hershey, A. D. 50  
 heterokromatin 83  
 hibridisasi 66  
 hidrofobik [24](#)  
 hipotesis Wobble 222  
 histon [10](#), 80  
 HLH 200, 201  
 Holliday, Robin 225  
 holoenzim 115, 143  
 homeobox 88, 89  
 homeodomain 88, 200, 201  
 Hooke, Robert [7](#)  
 Hsiao 117  
 Huberman 104  
 hukum Chargaff 51  
*Human Genome Project* [57](#)

## I

IgA 240  
 IgD 240  
 IgE 240  
 IgG 240  
 IHF (*integration host factor*) 234  
 ikatan  $\beta$ -galaktosidik 157  
 ikatan fosfodiester 28  
 ikatan hidrogen 30, 59  
 ikatan ionik 30  
 ikatan kovalen 30, 31  
 ikatan nonpolar 31  
 imunoglobulin 240, 244  
 imunogen 239  
*inducible system* 153



induksi 152, 157  
 induksi profag 235  
 induktif 152  
 induser 153, 158  
 inisiasi 145  
 inisiasi replikasi 111  
 inisiasi transkripsi 145  
 inisiasi translasi 212, 214  
 inisiator 174  
*inosine* 222  
 integrase 129, 234  
 interaksi hidrofobik 31  
 interaksi molekular 30  
 interaksi nonkovalen 30  
 interaksi van der Waals 31  
 inti katalitik 111, 112  
 intron 78, 84, 85, 141, 168, 174, 175, 189, 190  
 isotop 32

## J

Jackson, Stephen 186  
 Jacob, François 156  
 Jacobs, W. [49](#)  
 Jacques Monod 156  
 James Mason 257  
 jarak antargen [45](#)  
 jasad bersel banyak (*multicellular*) [2, 8](#)  
 jasad bersel tunggal (*unicellular*) [2, 8](#)  
 jasad hidup bukan-selular (*nonselular*) [2, 6](#)  
 jasad hidup selular [2, 6](#)  
 jepit rambut (*hair pin*) 162  
 John Cairns 102

## K

kandungan G + C 51–53  
 kapsid [12](#)  
 kapsula [49](#)  
 keadaan alami [60](#)  
 keadaan berpilin 70  
 kelompok gen 79  
 kelompok urutan nukleotida 68  
 kemampuan katalitik [16](#)  
 kiasma 225  
 Kin-Ichiro Miura 194  
 kinase CTD 183  
 kinetokor 82  
 kinetoplast 195  
 kloroplas [11](#)  
 ko-represor 161  
 kodon 51, 209, 220  
 kodon inisiasi translasi 209  
 kodon terminasi 216

kompleks antenapedia 88  
 kompleks bitoraks 88  
 kompleks CAP-cAMP 160  
 kompleks DABPolFEH 181  
 kompleks  $\gamma$  111, 112  
 kompleks inisiasi 30S 212  
 kompleks inisiasi 70S 214  
 kompleks pemanjangan 183  
 kompleks pra-inisiasi 181  
 kompleks promotor tertutup 160  
 kompleks terbuka 110  
 kompleksitas 68  
 komplementaritas 51  
 komplementasi 46, 47  
 konstitutif 83, 152  
 konversi gen 236  
 Kornberg 109  
 kotak A 176  
 kotak B 176  
 kotak C 176  
 kotak CCAAT 171  
 kotak dnaA 110  
 kotak GC 171  
 kotak Pribnow 138  
 kotak TATA 138, 170  
 kromatin 81  
 kromosom 76, 80  
 kromosom seks 83

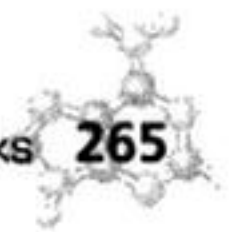
## L

laju reaksi reasosiasi 66  
*leader sequences* 139  
 lekukan besar 51  
 lekukan kecil 51  
 lengan kromosom 82  
 lengkung 69  
 lengkung jepit-rambut (*hair-pin loop*) 64  
 lengkungan (*loop*) 142  
 Levene [49](#)  
 Levis, Robert 257  
 ligasi 99  
 limfosit B 239  
 limfosit T 239  
 LINE (*long interspersed nuclear element*) 257  
*linking number* [71](#)  
*long terminal repeats* (LTR) 255  
 Lovett, Michael 105

## M

Macleod, Colin 50  
 makrofag 240  
 makromolekul [22](#)





Marahrens 117  
 mariner 256  
 Martha Chase 50  
 Mary Lou Pardue 257  
 Mason, James 257  
 maturase 86  
 McCarty, Mackyn 50  
 McClintock, Barbara 254  
 medium lengkap [18](#)  
 medium minimal [18](#)  
 Meischer, Friedrich 50  
 mekanisme pengendalian ekspresi 198  
 mekanisme replikasi [9](#) 102  
 mekanisme transposisi 252  
 Mendel, Gregor [41](#)  
*melting protein* 63  
 membran dalam [10](#)  
 membran luar [10](#)  
 membran plasma [9](#)  
 Meselson, Matthew 94, 95, 229  
 mesosom [9](#)  
 metabolisme [14](#)  
 metilase 72  
 metilasi 194  
 metode Maxam-Gilbert 32  
 metode penuangan [19](#)  
 metode Sanger 32  
 Michael Lovett 105  
 Michael Syvanen 250  
 migrasi cabang 227  
 mitokondria [11](#)  
 model asimetris 252  
 model Holliday 225  
 model rekombinasi Meselson-Radding 229  
 model replikasi 94, 95  
 model simetris (*model Shapiro*) 252  
 modul yang mengandung zinc 200  
 molekul DNA tipe B 54  
 molekul efektor 153  
 molekul gula dengan [5](#) atom C (*pentosa*) 26  
 molekul induk 125  
 molekul kecil [22](#)  
 molekul RF dupleks 125  
 Monod, Jacques 156  
 monosistronik 137, 167, 174  
 motif protein 199  
 motif *zinc-finger* 201  
 mRNA 133  
 multireplikon 105  
 munologi [4](#)  
 mutasi 224

mutasi titik [45](#)

## N

Naori 183  
 Nathans, Daniels 117  
 Nicholas Cozzarelli 121  
*non-coding DNA* 72  
 Norman Salzman 117  
 notasi genetik 39–40  
 nuklease 72, 227  
 nukleolus 86  
 nukleosida 28  
 nukleosom 70, 80  
 nukleotida 28  
 nukleotida berulang-balik 248  
 nukleotida berulang-langsung 248  
 nukleus 76

## O

Okazaki, Reiji 99  
 Okazaki, Tuneko 101  
 operator 139, 157  
 operon 79, 136, 153  
 operon *ara* 164  
 operon *gal* 164  
 operon triptofan (*trp*) 160  
 ORF (*open reading frame*/kerangka baca terbuka) 209  
*orthogonal field alternation gel electrophoresis* (OFAGE) 36  
 Oswald Avery 50

## P

*p arm* 82  
 palindrom 74  
 paralog 89  
 parasit obligat [2](#), [12](#)  
 Pardee, Arthur 156  
 Pardue, Mary Lou 257  
 partikel virus [2](#)  
 Peggy Farnham 148  
 pelemahan (*attenuation*) 139, 161  
 pemanjangan polipeptida 215  
 pemanjangan transkrip 146  
 pembagian ruang (*compartmentalization*) [3](#)  
 pembentukan molekul induk RF 125  
 pembentukan turunan RF 125  
 pemetaan genetik 44  
 pemisahan dan pengelompokan secara bebas (*independent assortment*) [41](#)



pemrosesan prekursor rRNA 194  
 pengaturan ekspresi genetik 5  
 pengendalian ekspresi gen 156  
 pengendalian ekspresi genetik 152  
 pengendalian negatif 153, 156  
 pengendalian positif 153, 159  
 penghambatan umpan-balik (*feed-back inhibition*) 17  
 penulisan orientasi DNA 52  
 penyakit BSE 12  
 penyakit Creutzfeldt-Jakob 12  
 penyakit Gertsman-Straussler-Scheinker 12  
 penyakit *scrapie* 12  
 penyuntingan RNA 195  
 peptidil transferase 216  
 permease galaktosida 157  
 persimpangan Holliday 229, 237  
 pertumbuhan diauksik 156  
 perubahan energi bebas 14  
 perubahan topologi DNA 147  
*Petroff Hausser Bacteria Counter* 19  
 Pierre Chambon 171  
 pilinan negatif 70  
 pilinan positif 70  
 pindah silang 227  
 plasmid 10, 47, 76, 77, 118  
 Platt, Terry 148  
 Pol III 111  
 pola diauksik 20  
 poli(A) polimerase 192  
 poliA 192  
 poliadenilasi 187  
 polisistronik 79, 136  
*poly(A)-binding protein* 193  
*polymerase chain reaction* (PCR) 100  
 primase 63, 125  
 primer 100, 101, 122  
 priming 115  
 primosom 108, 112  
*primosome assembly site* (pas) 108  
 prion 12  
 produksi ATP 15  
 profase 225  
 prokaryot 2, 3, 8, 9  
*proliferating cell nuclear antigen* (PCNA) 116  
 promotor 134, 139, 140, 176  
 promotor antara 169, 184  
 promotor utama 169  
*proofreading* 220

proses transformasi selular 8  
 prosesivitas 115  
 protein 22, 23  
 protein allosterik 158  
 protein pengendali 18  
 protein pengikat kotak TATA 181  
 protein r (*rho*) 148  
 protein regulator 167  
 protein represor 139  
 protein SSB 107  
 prototrof 19  
 provirus 129  
 Presiner, Stanley B. 12  
 pseudogen 88  
*pulse field gel electrophoresis* (PFGE) 36  
 puromisin 216  
 putar-kiri 55

## Q

q arm 82

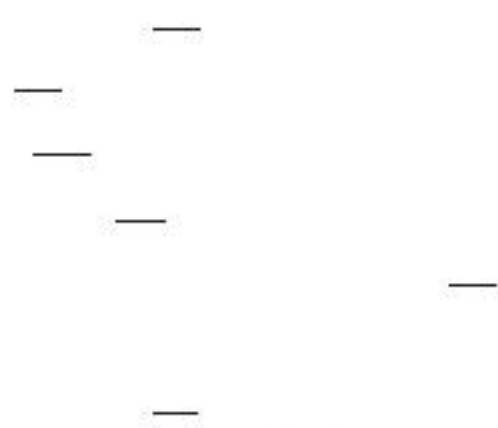
## R

Radding, Charles 229  
 radioaktivitas 33  
 radioisotop 32  
 rangkaian berulang-balik 69  
 rantai berat 240, 243  
 rantai kappa 240  
 rantai lambda 240  
 rantai ringan 240  
 rantai ringan kappa 241  
 rantai ringan lambda 241  
 rantai samping 24  
 reaksi biosintetik 14  
 reaksi degradatif 15  
 reaksi degradatif (katabolik) 14  
 Reiji Okazaki 99  
 Reinberg 183  
 rekombinasi 224  
 rekombinasi genetik 42  
 rekombinasi homolog 225  
 rekombinasi khusus 231  
 rekombinasi meiotik 236  
*relaxed* 69  
*release factors* (RF) 216  
 renaturasi 66  
 renaturasi (*reannealing*) 64  
 replikasi 127, 128  
 replikasi 93, 94, 98, 118, 120, 123  
 replikasi dua arah 102

*image  
not  
available*

*image  
not  
available*





*image  
not  
available*



You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



# BIOLOGI MOLEKULAR

Biologi molekular adalah salah satu disiplin ilmu yang berkembang sangat pesat. Ilmu ini mempunyai implikasi sangat luas terhadap pemahaman manusia mengenai fenomena hidup, serta berpengaruh secara signifikan terhadap banyak bidang mulai dari pertanian, kesehatan, industri, bahkan lingkungan. Perkembangan ilmu ini juga berimplikasi pada pengembangan teknologi-teknologi baru, misalnya teknologi DNA rekombinan, yang seringkali bersinggungan dengan aspek etik kemanusiaan.

Buku ini menyajikan topik-topik utama dalam biologi molekular secara sistematis dan ditujukan bagi mahasiswa yang mengikuti kuliah Biologi Molekular pada jurusan-jurusan Biologi, Farmasi, Ilmu-ilmu Pertanian, Teknologi Pertanian, Bioteknologi, baik tingkat sarjana maupun pascasarjana.

Buku ini ditulis berdasarkan atas pengalaman penulis mengajar mata kuliah biologi molekular di Program S-2 dan S-3 di Universitas Gadjah Mada dengan menggunakan beberapa referensi standar baik buku teks maupun jurnal ilmiah.

## Tentang Penulis



**Ir. Triwibowo Yuwono, Ph.D.** lahir di Klaten, 29 April 1961. Beliau mendapat gelar Insinyur Pertanian (Departemen Mikrobiologi) dari Fakultas Pertanian, Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta tahun 1986, dan gelar Ph.D. dalam bidang Biologi Molekular dari Department of Genetics, University of Leicester, United Kingdom tahun 1992.

Saat ini beliau menjadi staf pengajar dan peneliti di Laboratorium Mikrobiologi, Fakultas Pertanian UGM serta mengajar di Program S-2 dan S-3 Bioteknologi, serta S-3 Fitopatologi, UGM dalam mata kuliah Biologi Molekular. Beliau juga pernah menjabat sebagai Kepala Laboratorium Mikrobiologi di Pusat Antar Universitas Bioteknologi, UGM (tahun 1995-1999), serta menjadi Ketua Program Studi Mikrobiologi di Fakultas Pertanian UGM (tahun 1994-1996). Selain mengajar, beliau juga aktif melakukan penelitian dan karya-karya penelitiannya telah dipublikasikan di jurnal ilmiah dalam negeri maupun internasional. Buku ini adalah salah satu dari tiga buku teks untuk perguruan tinggi yang sudah diselesaikan. Dua buku lainnya adalah *Bioteknologi Pertanian* serta *Teori dan Aplikasi PCR*.

 **PENERBIT ERLANGGA**  
Kami Melayani Ilmu Pengetahuan  
Jl. H. Baping Raya No.100  
Ciracas, Jakarta 13740  
E-mail: [editor@erlangga.net](mailto:editor@erlangga.net)  
Website: <http://www.erlangga.co.id>

51 - 38 - 044 - 0

ISBN 979-781-192-1



9 789797 811921 >